Untersuchungen
über den
Traumatotropismus der Avena-Koleoptile

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der philosophischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn.

Von

Reinhold Weimann

aus Hameln

Mit 19 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1929

Untersuchungen

über den

Traumatotropismus der Avena-Koleoptile

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der philosophischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn.

Von

Reinhold Weimann

aus Hameln

Mit 19 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1929

Berichterstatter:
Professor Dr. H. Fitting

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 71. Heft 2.
Gebrüder Borntraeger, Leipzig

Im Verlauf der letzten anderthalb Jahrzehnte ist auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie für verschiedene Wundreaktionen der Nachweis geglückt, daß sie durch chemische Stoffe ausgelöst werden, die durch die Verwundung bezw. Abtötung pflanzlicher Gewebe frei werden oder entstehen; so von Ricca (1916) für die Mimose, von Ritter (1911) für die Traumatotaxis der Zellkerne und zuletzt von Fitting (1925) für die Protoplasmaströmung in den Blättern von *Vallisneria* und *Elodea*. Auch für den Traumatotropismus, im besonderen der *Avena*-Koleoptilen, ist das von Stark behauptet worden (1917). Freilich ist es für die von ihm untersuchten positiven Krümmungen recht zweifelhaft, wie weit und ob sie überhaupt als traumatotropisch aufgefaßt werden können, da eine ganz andere Deutung näher liegt. Nach Paál (1914, 1919) werden ja in der Spitze der *Avena*-Koleoptile Wuchsstoffe gebildet, die in der Koleoptilbasis das Wachstum anregen. Nach den zahlreichen Untersuchungen der letzten Jahre, die im Anschluß an Paáls Arbeiten erschienen sind, im besonderen nach denen von F. W. Went (1928), ist an der Richtigkeit der Paálschen Theorie nicht mehr zu zweifeln. Went gelang es nämlich, die wachstumfördernden Stoffe in Agarscheibchen diffundieren zu lassen, die alsdann in ähnlicher Weise das Wachstum der Koleoptilbasis anregten wie die Koleoptilspitzen selbst.

Der allseitig gleichmäßige Transport dieser Wuchsstoffe nach der Koleoptilbasis muß durch Quereinschnitte in das Keimblatt einseitig mehr oder weniger gehemmt werden; dadurch schon wird also eine nach der Wunde hin gerichtete Krümmung der Koleoptile

hervorgerufen werden, die wie eine positiv-traumatotrope Reaktion erscheint, aber keine solche ist. Paál hat bereits im Jahre 1919 einige, wenn auch nur orientierende Versuche ausgeführt, die für seine Auffassung von der Natur der positiven Krümmungen sprechen: Er dekapitierte nämlich *Avena*-Koleoptilen in der Art, wie es Fig. 1 angibt, und setzte alsdann die Spitzen wieder auf, schob aber an einer Seite ein Glimmerplättchen *(g)* ein. Dadurch müßten die Wuchsstoffe auf dieser Seite gehindert werden, in den Stumpf hineinzudiffundieren: in der Tat erfolgte eine Krümmung des Stumpfes nach dieser Seite hin. An einseitig quergeschnittenen Koleoptilen trat dagegen dann keine zur Wunde hin gerichtete Reaktion auf, wenn der Schnitt mit Gelatine ausgefüllt worden war oder die Wundränder sich zufällig berührten. Alsdann kam es eben nach Paál nicht zu der einseitigen Korrelationsstörung, weil die Wuchsstoffe nunmehr wieder allseits in den Stumpf einwandern konnten. Wundstoffe müßten dagegen auch in diesen Versuchen Paáls zu einer positiven Reaktion geführt haben, weil sie ja nur an der Wundstelle entstehen und von dort aus das Wachstum mehr oder weniger einseitig hemmen müßten.

Fig. 1.

Beyer (1925) hat den Grundversuch Paáls mit Dekapitation und einseitiger Glimmereinlage und zwar bei *Helianthus* wiederholt und das gleiche Ergebnis erzielt. Er stellte 1925 ferner die These auf (S. 700): „Dekapitierte Keimlinge müssen unfähig sein, positiv-traumatische Krümmungen auszuführen." Durch Wegnahme der Spitze wird ja die Korrelation beseitigt; infolgedessen kann auch nicht mehr von einer Störung derselben durch Querschnitt in den dekapitierten Keimling die Rede sein. Eine Entscheidung über die Richtigkeit der Paálschen Vorstellungen auf Grund solcher Versuche herbeizuführen, ist jedoch nicht so einfach, wie Beyer 1925 noch dachte; denn es könnten komplizierende Umstände eintreten, die auch an dekapitierten Koleoptilen solche positiven Krümmungen ermöglichen. Dazu gehören namentlich die Spitzenregeneration, die, wie vor allem Dolk (1926) und Tendeloo (1927) hervorgehoben haben, bei allen Verwundungen der Koleoptile besonders berücksichtigt werden muß, und andere Möglichkeiten, auf die ich später zurückkomme. Zurzeit wird daher die Paálsche Deutung der positiven „Wund"-Krümmungen fast nur von Beyer (1925) ernsthaft verfochten.

Selbstverständlich schließt ja die Paálsche Theorie das Vorkommen eines Traumatotropismus in der Haferkoleoptile noch nicht völlig aus. Könnte doch immer noch eine positive traumatotropische Krümmung sich zu den Paálschen Krümmungen (so will ich einmal die durch einseitige Korrelationsstörungen bewirkten Krümmungen nennen) addieren. Möglicherweise äußert sich aber der Traumatotropismus in den Haferkeimlingen, gleich den Wurzeln, überhaupt nicht in positiven, sondern in negativen Krümmungen: Schon Fitting (1907, S. 183 ff.) hat solche infolge von Quereinschnitten bei den Haferkoleoptilen beobachtet und darauf hingewiesen, daß diese negativen Reaktionen der traumatotropen Reaktion der Wurzel zu vergleichen sein könnten. Auch Paál sprach die Vermutung aus (1919, S. 446), daß die eigentliche traumatotrope Reaktion bei *Avena* negativ sein könnte. Solche traumatotropischen Krümmungen würden aber nach der Starkschen Wundstoff-Hypothese nicht verständlich sein oder zum mindesten zu einer Modifizierung derselben nötigen.

Weiter hat ebenfalls bereits Fitting (1907) beobachtet, daß einer Verwundung der Koleoptile überhaupt nicht nur eine einfache einseitige Krümmung folgt, sondern daß z. B. infolge von Quereinschnitten eine anfängliche negative Krümmung von einer positiven gefolgt wird. Welche Beziehungen zwischen diesen entgegengesetzt gerichteten Reaktionen und beider zum eigentlichen Wundreiz bestehen, ist aber noch nicht analysiert worden.

So ist denn das Problem des Traumatotropismus bei *Avena* noch fern von einer allseitig anerkannten klaren Lösung. Aus diesem Grunde wurde mir die Aufgabe gestellt, eine solche durch neue Untersuchungen zu fördern. Diese sollten sich hauptsächlich auf folgende Fragen erstrecken:

1. Gibt es überhaupt einen positiven Traumatotropismus, oder lassen sich alle positiven Krümmungen der Koleoptilen, die durch Wunden zustande kommen, ausreichend im Paálschen Sinne durch Korrelationsstörungen zwischen Spitze und Basis erklären?
2. Oder besteht die traumatotrope Reaktion in negativen Krümmungen?
3. Aus welchen Teilen setzt sich die gesamte, an eine Verwundung sich anschließende Reaktion zusammen; und, im Falle sie aus mehreren entgegengesetzt gerichteten Krümmungen besteht, welche Beziehungen gibt es zwischen diesen einzelnen Krümmungen?

Um eine wirkliche Vertiefung unserer Kenntnisse vom Traumatotropismus der *Avena*-Koleoptile anzubahnen, schien ein Haupterfordernis möglichste Variation der Verwundungsarten, überhaupt der Versuchsanordnungen zu sein. Darauf wurde denn auch bei meinen Untersuchungen ständig größter Wert gelegt.

Eine solche eingehende Erforschung der Wundkrümmungen bei der Haferkoleoptile ist um so dringlicher, weil Versuche mit Verwundungen verschiedener Art bekanntlich seit Jahren bei der Analyse der Tropismen des Haferkeimlings eine sehr große Rolle spielen.

Als meine Untersuchungen bereits weit gefördert waren, erschien eine neue Arbeit Beyers (1928), in der unter anderem auch erneut zum Problem des Traumatotropismus der Haferkoleoptile Stellung genommen wird; wie weit meine Ergebnisse mit den seinen zusammenstimmen, werde ich daher erst am Schlusse meiner Arbeit besprechen.

Abschnitt I.

Methodik.

Als Versuchsraum diente mir eine Dunkelkammer des physiologischen Versuchshauses im Bonner Botanischen Garten mit Warmwasserheizung. Obwohl die Laboratoriumsluft in diesem Hause infolge Ausschlusses aller Gaszuleitungen fehlt, wurde in dem Versuchszimmer zwischen den Versuchen durch Öffnen von Fenster, Tür und einer besonderen Ventilationsklappe immer wieder für frische Luft gesorgt.

Versuchsobjekt war — abgesehen von einigen Vorversuchen mit „Riesenhafer von Ligowo“ (Ernte 1925) — der als reine Linie gezogene „Siegeshafer“, wovon mir Saatgut in dankenswerter Weise von Svalöf zugesandt wurde (Ernte 1926). Einen Unterschied im reizphysiologischen Verhalten beider Sorten konnte ich aber nicht feststellen.

Zur möglichsten Vermeidung einer Entwicklung des lästigen Mesokotyls wurden (nach Beyer 1927) die entspelzten Körner in Petrischalen auf wassergetränktem Fließpapier 2 Tage lang am Licht gequollen. Selten befanden sich infolgedessen unter den in zwei weiteren Tagen herangewachsenen etiolierten Keimlingen solche, die durch Mesokotylentwicklung schief gewachsen und damit unbrauchbar waren.

Das Kulturmedium bestand aus einem gesiebten Gemisch gleicher Mengen von Sand und Komposterde.

Fig. 2 soll die Orientierung der Keimlinge in den Kulturschalen erläutern: Die Pflänzchen wurden in Reihen den vier Seiten viereckiger Tonschalen (Höhe : Breite : Tiefe: 6 : 15 : 15 cm) entlang gesetzt. Sie standen so, daß immer dieselbe Seite der Koleoptile — etwa die dorsale — jeweils gegen die zugehörige Schalenseite hin gerichtet war (angedeutet durch die kleinen Pfeile). Wenn also bei jeder Koleoptile dieselbe Seite verwundet wurde (angedeutet durch die Punkte), so mußten die Krümmungen in vier verschiedenen Richtungen entsprechend den Ebenen der vier Schalenseiten erfolgen (angedeutet durch die vier großen Pfeile). Wenn ich nun Vergleichsversuche (mit verschiedenartiger Verwundung) an einer Schalenserie anstellte, wurden die Keimlinge der gegenüberliegenden Seiten stets mit gleicher Wundart gereizt. Die Krümmung mußte alsdann notwendig in zwei diametral entgegengesetzten Richtungen erfolgen. Hiermit war eine einfache Methode gegeben, wodurch Störungen kontrolliert werden konnten, die etwa auf photo- oder geotropischer Reizung (letztere etwa hervorgerufen durch unregelmäßige Rotation am Klinostaten) beruhen; solche Störungen müßten ja an allen vier Seiten einer Kulturschale in der gleichen Richtung krümmend wirken. Außerdem wurden stets in den einzelnen Schalen unverwundete Kontrollpflanzen gelassen, die sich nicht krümmten, bezw. am Klinostaten die bekannte eindeutige Nutation zeigten.

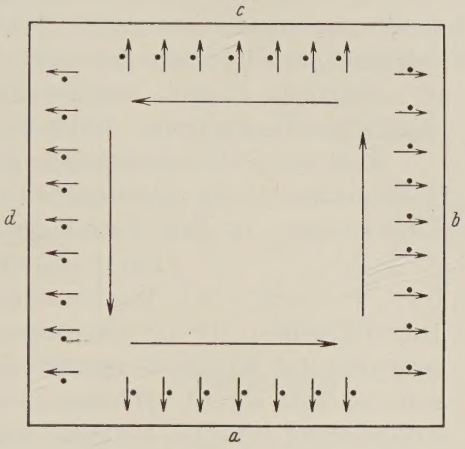

Fig. 2.

Zu den Klinostatenversuchen benutzte ich ebenfalls, wenn auch kleinere (Höhe : Breite : Tiefe = 6 : 11 : 11 cm), vierkantige Tonschalen, die gerade in den Topfhalter hineinpaßten. In die Schale wurde ein Holzwürfel gelegt, und die Erde zwischen diesen und den Topfrand ziemlich fest hineingedrückt. Das Herausfallen der

Erde war damit vermieden; denn Würfel und Erde hielten sich gegenseitig fest.

Die Temperatur variierte in den Versuchsreihen zwischen 19 und 32° C, wurde aber innerhalb der einzelnen Versuche bis auf 1° C konstant gehalten.

Genau genommen können natürlich nur gleichzeitige Parallelversuche miteinander verglichen werden, aber nicht solche, die zeitlich auseinanderliegen: Mag man Temperatur und Feuchtigkeit in den über Wochen und Monate ausgedehnten Versuchsreihen auch noch so konstant halten, so erfaßt man damit ja nur einen kleinen Teil der veränderlichen Außenbedingungen. Trotzdem wurden in der Darstellung meiner Ergebnisse oft auch zeitlich auseinanderliegende, aber sonst gleichartige Versuche zum Vergleich zusammengestellt. Dazu hat man wohl dann das Recht, wenn sie oft wiederholt wurden, und vor allem, wenn sie trotz etwa verschiedenen Temperaturen durchweg dasselbe Ergebnis hatten.

Eine solche Zusammenstellung, in der im Gegensatz zu den Tabellen immer alle betreffenden Versuche enthalten sind, gebe ich zunächst stets in einer Formel nach folgendem Schema:

$$\frac{180}{12}\left[-\frac{153}{10}+\frac{11}{3}\right].$$

Das soll heißen: In 12 Versuchen mit insgesamt 180 Keimlingen reagierten 153 Exemplare negativ. Diese 153 negativen Reaktionen verteilen sich auf 10 Versuche, in denen auch gleichzeitig positive Krümmungen auftreten können. Im ganzen aber zeigten sich solche positiven Reaktionen nur an elf Keimlingen, die sich auf drei von den 12 Versuchen verteilen. Der Nenner gibt also immer die Zahl der Versuche an, auf die sich die im Zähler angegebene Menge der Koleoptilen verteilt. Die Differenz $180 - (153 + 11) = 16$ ist natürlich die Zahl der ungekrümmten Exemplare.

Die relative Luftfeuchtigkeit wurde mit einem gewöhnlichen Hygrometer gemessen. Ich habe sie bei den später zu beschreibenden Versuchen immer dann besonders vermerkt, wenn sie von der meist von mir verwendeten (90—100%) abweicht.

Die Verwundungen wurden mit einer Rasierklinge ausgeführt, die mit sauberem Filtrierpapier jedesmal gereinigt wurde. Die zeitweise Verwendung eines Skalpells aus rostfreiem Stahl hatte dieselben Ergebnisse.

Beobachtung und Darstellung der Krümmung: Genaue Zeichnung oder photographische Aufnahme der Krümmungs-

bewegungen während des Versuchs war unmöglich, ohne diesen zu stören, der natürlich immer bei schwachem rotem Licht angesetzt und verfolgt wurde. Anfänglich habe ich mich allerdings bemüht, die einzelnen Krümmungsstadien dadurch festzuhalten, daß ich sie mit freier Hand auf Papierstreifen aufzeichnete und die Zeichnungen alsdann durch Anlegen an die Koleoptilen prüfte. Später unterließ ich das, weil ich dazu die Kulturen immer aus ihrer Umgebung (Thermostat) herausnehmen mußte. Die Ergebnisse der Prüfung dieser Durchgangsstadien lassen sich ja einwandfrei schon durch zahlenmäßige Angabe der positiv oder negativ gekrümmten Keimlinge darstellen.

Später kam es mir im wesentlichen nur noch auf den Enderfolg der Reaktionen an. Daher habe ich alsdann alle Winkelmessungen und Krümmungsbilder dadurch gewonnen, daß ich die nach Versuchsabschluß an der Basis abgeschnittenen Keimlinge auf weißes Papier legte und mit hartem, spitzem Bleistift abzeichnete oder auf Entwicklungspapier legte und photographierte.

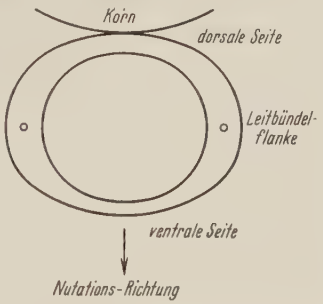

Fig. 3.

Auf weitere methodische Einzelheiten wird bei Beschreibung der Versuche eingegangen werden; hier sei nur noch gesagt, daß die Länge der Keimlinge zu Beginn jedes Versuches fast nie mehr als 1,5 cm und nie weniger als 0,8—1 cm betrug.

Zur schnellen Orientierung über den Bau der *Avena*-Koleoptile und die Benennungen der verschiedenen Koleoptilseiten füge ich Fig. 3 ein.

Abschnitt II.

Die Versuche.

1. Versuche mit einseitigen Querschnitten an normalen Keimlingen.

a) Die primären Krümmungen.

Als primäre Krümmungen sind im folgenden die Reaktionen zu verstehen, die sich innerhalb der ersten 5—8 Stunden nach der Reizung abspielen. Sie wurden während der ersten 4—5 Stunden

halbstündlich, danach stündlich verfolgt. Zur Darstellung des Ergebnisses genügt hier die Prozentzahl-Angabe der gekrümmten Koleoptilen (vgl. Tab. I). Es handelt sich dabei um Keimlinge, die 2—3 mm unter der Spitze einseitig quer geschnitten worden waren. Temperatur und Feuchtigkeit sind in den Versuchsreihen verschieden (s. weiter unten). Die eingeklammerten Zahlen über den Prozentzahlen (Tab. I Horizontalstäbe 2—5) geben nach Versuchsbeginn in Stunden die Zeit an, in der die Krümmungen beobachtet wurden. Die Buchstaben s, m oder g bedeuten, daß sich diese Krümmungen entweder nur auf die Spitze beschränkten (s) oder bis zur Mitte übergriffen (m), bezw. sich über den ganzen Keimling erstreckten (g). Verwundet wurde in allen Fällen die Leitbündelflanke. Die ersten Krümmungen der durch Querschnitte verwundeten Keimlinge sind, wie man aus Tabelle I, Nr. 2 sieht, positiver Natur.

Auch Stark (1917, S. 477) beobachtete bereits diese erste positive Krümmung und fand, daß sie oft schon nach 10 Minuten auftrat. Meine Tabelle I zeigt in Horizontalstab 2 ähnliches: Danach wurde die erste Krümmung nach 30 oder 60 Minuten von mir gesehen, also nach der ersten oder zweiten Beobachtung. Die Reaktionszone ist hierbei aber immer auf die Spitze der Koleoptile (s), also auf die nähere Umgebung der Wunde, beschränkt. Auffallend ist nun, daß diese positiven Krümmungen nach 2—4 Stunden beinahe ausnahmslos wieder verschwunden sind (Tab. I, Nr. 3), worauf bei oft mehr als 60 % der Keim-

Tabelle

1	Zahl der Exemplare	8	18	14	15	22
2	positive Krümmungen nach $^1/_2$ bis 2 Stunden	(2) 100 s	(1) 90 s	(1) 78 s	(2) 85 s	(1) 77 s
3	positive Krümmungen nach 2—4 Stunden	(4) 12	(2) 50	(2) 7	(3) 30	(4) 18 s
4	negative Krümmungen zwischen 2 und 5 Stunden	(4) 12 g	(3) 50 g	(3) 40 g	(3) 6	(4) 10
5	sekundäre positive Krümmungen nach 5—10 Stunden	(7—9) 100 g	(9) 95 g	(9) 71 g	(9—12) 94 g	95 g

Temperatur und Feuchtigkeit verschieden (s. Text).

linge deutliche negative Reaktionen auftreten, die sich auch auf die mittleren und basalen Zonen erstrecken (Tab. I, Nr. 4). Sie erscheinen zwischen 2 und 5 Stunden nach Versuchsbeginn, um danach von einer starken sekundären positiven Krümmung abgelöst zu werden (Tab. I, Nr. 5). Diese wird später genau besprochen werden.

Eine solche Pendelbewegung der Reaktion wurde in 60 Einzelversuchen (mit 848 Koleoptilen) verfolgt und nur in 5 von diesen Versuchen (68 Keimlinge) nicht beobachtet. Bei einem dieser 5 Versuche (23 Exemplare) kann ich keinen Grund dafür angeben, weshalb die Reaktion hier nur einheitlich positiv verlaufen ist. In den übrigen 4 Gruppen ist jedoch wahrscheinlich eine zu geringe Feuchtigkeit der Luft dafür verantwortlich zu machen (ausnahmsweise nur 60 % relative Feuchtigkeit der Luft). Sonst aber konnte dieser Ausgleich der primären positiven Spitzenneigung und das Auftreten von primären negativen Krümmungen (auch in den mittleren und basalen Zonen der Koleoptilen) unter den verschiedensten Bedingungen immer wieder beobachtet werden: Es war dafür nämlich gleichgültig, ob auf einer Seite ein oder zwei tiefgehende Querschnitte gemacht wurden, die bis zur Mitte der Koleoptile gingen, oder ob die Koleoptile nur ein- oder zweimal leicht angeritzt wurde (zwei Schnitte lagen dann jedesmal dicht untereinander). Auch bei den verschiedensten Temperaturen zwischen 20° und 30° C zeigte sich ein solches Pendeln der Reaktionsrichtungen.

I.

24	16	4	19	27	25	18	6	17	26	10
(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(0,5)	(1)	(1)	(1)	(1)
78 s	70 s	75 s	89 s	66 s	66 s	100 s	83 s	80 s	60 s	80 s
(2—3)	(2—3)	(3—4)	(3)	(2—3)	(2)	(2)	(2)	(2—3)	(2—3)	(2)
25	6	.	16	3	8	11	.	.	15	10
(2—3)	(3—4)	(3—5)	(6)	(3—5)	(3—6)	(2—3)	(2—3)	(2—6)	(5)	(3—4)
33 g	75 g	25 g	53 g	55 g	25 g	33 g	83 g	40 g	60 g	70 g
				(6—11)	(10)				(8)	
94 g	56 g	100 g	.	68 g	95 g	w	s	.	80 g	.
			*			*	*	*		*

* Nur leicht verletzt, daher keine sekundäre positive Krümmung (vgl. S. 285 ff. dieser Arbeit).

Schon Fitting (1907) sah die primären negativen Krümmungen und zwar bereits nach 2—3 Stunden (zu etwa 50%) auftreten, sowie ferner, daß sie nach einigen weiteren Stunden von einer ausgesprochen positiven Krümmung (meiner sekundären positiven) gefolgt wurden. Er arbeitete bei hohen Temperaturen (meist 29—31° C), fand aber ähnliche Ergebnisse auch bei 21—23° C. Da er nun immer erst nach 2 Stunden zum erstenmal beobachtete, ist ihm die vorausgehende primäre positive Spitzenneigung der ersten Stunde entgangen. Dagegen beobachteten Stark (1917, S. 477) und Beyer (1925, S. 760) bei einseitig verwundeten Keimlingen keine negative Phase. Das mag daran liegen, daß sie (wenigstens Stark) nur bei geringer Luftfeuchtigkeit arbeiteten (55—65 %). Unter dieser Bedingung sind ja auch mir nur positive Krümmungen begegnet (s. o.).

Auch Purdy (1921) und Tendeloo (1927) haben offenbar die primären negativen Krümmungen nur in seltenen Fällen bemerkt: Erstere fand bei einer Gruppe von 17 Exemplaren nach 2 Stunden 16 Keimlinge deutlich positiv gekrümmt, nach 5 bis 6 Stunden davon aber nur noch 2, während alsdann bloß 4 Exemplare negative Reaktion zeigten. Tendeloo beobachtete, daß bei 11 von 25 quergeschnittenen Keimlingen die primäre Spitzenreaktion wieder verschwand, daß aber nur bei 3 Keimlingen alsdann negative Krümmungen nach 4—5 Stunden auftraten. Die zweite positive Krümmung, die Tendeloo nicht bemerkte, hat dagegen auch Purdy und zwar nach 7—9 Stunden gesehen.

Welcher Art ist nun aber die primäre negative Koleoptilkrümmung? Nicht ohne weiteres von der Hand weisen läßt sich die Möglichkeit, daß es sich dabei einfach um eine geotropische Gegenreaktion gegen die durch die Wunde hervorgerufene primäre positive Spitzenkrümmung handelt, die infolgedessen verschwindet und in negative Überkrümmung umschlägt. Eine solche geotropische Reaktion ist ja eigentlich selbstverständlich, weil der Keimling durch Neigung seiner Spitze in geotropische Reizlage gerät. Einzig und allein die Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung am Klinostaten kann darüber entscheiden, ob der Schwerereiz wirklich imstande ist, der traumatischen Reaktion in solcher Weise entgegenzuarbeiten.

Deshalb wurden die oben beschriebenen Versuche nunmehr am Klinostaten wiederholt. An 312 Keimlingen in 27 Einzelversuchen traten dabei jetzt nur drei negative Krümmungen

auf; auch der für die Versuche ohne Klinostat so charakteristische Ausgleich der primären positiven Reaktion konnte bei den Klinostatenversuchen nicht wiedergefunden werden. Aus beiden Beobachtungen dürfte zugleich hervorgehen, daß die primären negativen Krümmungen nicht einfach Folge von Autotropismus sein können. Auf die sekundäre positive Krümmung, die hier als direkte Fortsetzung der nach etwa 1 Stunde beginnenden primären Neigung der Spitze zu gelten hat und fast ausnahmslos sehr stark ausfiel, gehe ich erst in den folgenden Abschnitten (S. 279 ff.) genauer ein.

Danach drängt sich also der Schluß auf, daß die negativen Krümmungen in Fittings, Purdys, Tendeloos und meinen bisherigen Versuchen tatsächlich rein geotropischen Charakters sind, also mit Verwundung nichts zu tun haben; dasselbe gilt alsdann natürlich auch für den Ausgleich des positiven Anfangsstadiums der Krümmung. Wenn man nun bedenkt, daß die primäre Spitzenneigung, die sich ja nur auf die Wundstelle beschränkt, schon rein mechanisch bedingt sein kann — die den angeschnittenen benachbarten Zellen selbst sind doch wohl ohne weiteres in ihrem Wachstum gehemmt —, so bleibt von den Bewegungen der ersten 5 Stunden als einwandfrei traumatotropisch nichts mehr bestehen.

Unsere Aufmerksamkeit verdienen also fernerhin nur noch die frühestens nach 5 Stunden auftretenden, weit über die Wundstelle hinaus sich erstreckenden Krümmungen, die nach tiefgehendem Querschnitt stets rein positiver Natur sind; ich will sie im folgenden immer als sekundäre Krümmungen bezeichnen.

b) Die sekundären Krümmungen.

α) Querschnitte tiefgehend.

Es seien hier zuerst die Versuche beschrieben, in denen der Querschnitt mindestens bis zur Mitte des Koleoptildurchmessers reichte und ausschließlich auf der Leitbündelflanke ausgeführt wurde. Der Klinostat kam dabei zunächst noch nicht in Anwendung.

Nur in einem einzigen Falle war die besprochene primäre negative Reaktion noch 8 Stunden nach Versuchsbeginn zu sehen (11 negative Krümmungen bei 15 Exemplaren); in allen übrigen Versuchen war sie dagegen nach 5, spätestens nach 6 Stunden verschwunden. Danach aber wird sie abgelöst von einer sehr charakteristischen sekundären stark positiven Krümmung, die von

der Wundzone bis zur Basis des Keimlings übergreift. Sie beginnt frühestens nach 5 Stunden und erreicht ihr stärkstes Ausmaß zwischen 8 und 20 Stunden. Häufig ist sie nach einem Tage abgeschwächt, wahrscheinlich bedingt durch eine nochmalige geotropische Gegenreaktion, die aber nur selten (in 75 von 856 Exemplaren, vgl. die folgende Formel) zu einer schwachen sekundären negativen Überkrümmung führt. Alle 58 Versuche mit tiefem Querschnitt an nicht rotierten Koleoptilen sind in der folgenden Formel enthalten:

$$(\text{F } 1) \quad \frac{856}{58}\left[+\frac{744}{56}, -\frac{75}{14}\right].$$

Vgl. auch Fig. 4.

Fig. 4.
15. VII. 27. Ein tiefer Querschnitt, Krümmung nach 8 Stunden.

Nicht berücksichtigt sind in F_1 natürlich die primären Reaktionen der ersten 5 Stunden und solche, die sich sonst bloß auf die Wundstelle beschränken; es handelt sich also nur um die typische sekundäre positive Krümmung. Diese ist nun weitgehend unabhängig von der Höhe der Temperatur und dem Grad der Luftfeuchtigkeit. Die geringere Zahl von Versuchen bei nur 19—21° C ist in der folgenden Formel enthalten:

$$(\text{F } 2) \quad \frac{213}{18}\left[+\frac{174}{18}, -\frac{0}{0}\right].$$

Auch der Ort der Querwunde spielt dafür keine entscheidende Rolle: Wenn nämlich der mittlere Teil der Koleoptile gereizt wurde, erfolgte meist ebenso starke Krümmung wie nach Verwundung nahe der Koleoptilspitze. An diesen Versuchen zeigte sich schon sehr deutlich, daß diese sekundäre positive Reaktion nur basalwärts fortschreitet. Eine akropetale „Reizleitung", die Stark für den positiven „Traumatropismus" angibt,

Fig. 5.
22. IX. 27. Ein tiefer Querschnitt.

konnte ich also niemals beobachten (vgl. z. B. auch Fig. 5). Auch Fitting (1907, S. 185) hob übrigens bereits hervor, daß diese Krümmungen „auf den basalen Teil" der Keimlinge beschränkt bleiben.

Daß die Versuche gleich gut auch dann glückten, wenn die dorsale oder ventrale Seite der Koleoptile gereizt wurde, mögen folgende Zahlen beweisen:

1. dorsale Seite verwundet:

$$(\text{F } 3) \quad \frac{52}{6}\left[+\frac{45}{6}, -\frac{0}{0}\right];$$

2. ventrale Seite verwundet:

$$(\text{F } 4) \quad \frac{36}{3}\left[+\frac{33}{3}, -\frac{0}{0}\right].$$

In beiden Fällen sind also nur positive Krümmungen aufgetreten.

Die Versuche wurden nunmehr am Klinostaten wiederholt. Am Klinostaten treten aber bekanntlich starke Nutationen an den Koleoptilen auf, die vom Korn weggerichtet sind. Dadurch können natürlich die infolge der Verwundungen zu erwartenden Krümmungen mehr oder weniger beeinflußt und sogar traumatische Krümmungen vorgetäuscht werden (näheres darüber S. 320 ff.). Daher war es erforderlich, am Klinostaten die Wundkrümmungen unter Berücksichtigung dieser autonomen Nutationen zu studieren. Zu dem Zweck induzierte ich die gesuchte Wundkrümmung durch Einschnitte in die nach dem Korn hin gerichtete Dorsalseite der Koleoptile gegen die Nutation, statt senkrecht dazu. Eine traumatische Bewegung ist ja nur dann frei von Fälschungen durch die Nutation, wenn sie diese überwindet, wenn sie also eine Krümmung nach dem Korn hin bedingt; denn die Nutation erfolgt, wie gesagt, vom Korn weg. Das Ergebnis solcher Versuche ist aus der folgenden Übersichtsformel zu ersehen:

Tiefer Querschnitt, Krümmung verläuft gegen die Nutation, Temperaturen zwischen 20° und 30° C:

$$(\text{F } 5) \quad \frac{368}{37}\left[+\frac{328}{37}, -\frac{2}{2}\right].$$

Fast ausnahmslos sind also auch am Klinostaten sekundäre positive Krümmungen und zwar entgegen der Nutation aufgetreten.

Tabelle II, Vertikalstab 2 ermöglicht eine direkte Vergleichung der durchschnittlichen Größe des Abneigungswinkels bei Versuchen mit und ohne Klinostaten. (In dieser Tabelle ist allerdings insofern meiner späteren Darstellung vorgegriffen, als hierin auch negative Krümmungen nach Verwundung mit Längsschnitt aufgenommen sind). Es soll durch diese Tabelle hier zunächst nur gezeigt werden, daß die traumatischen Krümmungen am Klinostaten außergewöhnlich stark ausfallen (vgl. auch Fig. 6); als Krümmungswinkel wurde die Ablenkung des oberen geradegestreckten Koleoptilteiles von der Lotlinie gemessen.

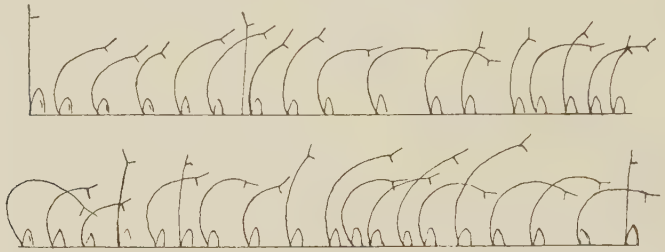

Fig. 6.

4. XII. und 12. XII. 27. Ein tiefer Querschnitt an rotierten Keimlingen. Temperatur: 28° C.

Tabelle II.

1		2		3	4	5
Zahl der Exemplare		Durchschnittliche Größe des Neigungswinkels		Krümmung gezeichnet nach:	Art der Verwundung	normal oder dekapitiert
ohne Kl.	mit Kl.	ohne Kl.	mit Kl.			
24	13	+ 5°	+ 45°	6 St.	1 tief quer	normal
27	29	+ 40°	+ 104°	12 „	„	„
11	7	+ 25°	+ 100°	18 „	„	„
11	12	+ 3°	+ 55°	23 „	„	„
12	15	— 4°	— 59°	24 „	längs	dekapitiert
16	16	— 10°	— 60°	24 „	„	normal
16	13	— 10°	— 50°	24 „	„	„
16	12	— 0°	— 38°	24 „	„	dekapitiert

Was die Dauer der positiven Krümmungen angeht, so waren an 199 Keimlingen, die während einer 24stündigen Rotation be-

obachtet wurden, nach dieser Zeit im ganzen noch immer 195 starke Krümmungen zur Wunde hin zu verzeichnen. Es hatten sich also nur 199—195 = 4 Exemplare zurückgekrümmt. Damit vergleiche man Tabelle III, aus der hervorgeht, daß bei den Versuchen ohne Klinostaten die typische sekundäre positive Wundreaktion, die gewöhnlich zwischen 6 und 15 Stunden ihr stärkstes Ausmaß erreicht (Tab. III, Nr. 2), bereits nach 24 Stunden zum mindesten abgeschwächt, ja oft genug ganz verschwunden (Tab. III, Nr. 3), in ganz seltenen Fällen sogar in eine negative Krümmung umgeschlagen war. Nichts derartiges ließ sich dagegen am Klinostaten beobachten; hier hielten die positiven Reaktionen vielmehr weit länger an.

Tabelle III. Versuche ohne Klinostat.

1	Zahl der Exemplare	22	15	20	24	14	11	10	14	16	23	9	17	16
2	Krümmung nach 6—15 St.	95	100	95	94	71	72	100	57	75	73	100	100	100
3	Krümmung nach 24 St.	4	87	60	8	21	54	×	×	25	27	66	50	78

Über die Krümmungszone bei den Klinostatenversuchen soll die nächste Tabelle (IV) etwas aussagen. In ihr sind auch die Keimlinge aufgenommen, in deren Basis quer eingeschnitten worden war (b). Im übrigen ist vermerkt, ob der Keimling 1—2 mm unter der äußersten Spitze (sp), 3—4 mm darunter (o) oder in der Mitte (m) quergeschnitten wurde. In den Vertikalstäben befinden sich die Parallelversuche mit Reizung der verschiedenen Zonen. In Tab. IV, Nr. 3, sind die Prozentzahlen der positiven Krümmungen angegeben; Tab. IV, Nr. 6 gibt die Stunden nach Versuchsbeginn an, in denen die stärkste Krümmung beobachtet wurde. Zunächst ist zu erkennen, daß auch die Verwundung mittlerer und basaler Koleoptilzonen, gleich der Verwundung unterhalb der Koleoptilspitze, deutliche sekundäre positive Reaktionen nach sich zieht. Nur Querschnitte an den äußersten Koleoptilspitzen sind ohne Wirkung, wie besonders aus dem ganz rechts angegebenen Versuch ohne Klinostaten hervorgeht. Die negativen Krümmungen nach Verwundung der äußersten Spitze (Tab. IV, Nr. 5) wollen nicht viel bedeuten; denn deren Charakter ist deshalb zweifelhaft, weil sie mit den Nutationen (vom Korn weg) zusammenfallen. In der Hauptsache zeigt die

Tabelle (vgl. Nr. 4), daß auch am Klinostaten die Krümmungszone niemals über die Wunde zu liegen kommt, sondern immer erst unterhalb (u) derselben beginnt und sich bis zur Basis (b) erstreckt. Das soll durch Fig. 7, die genau nach einer Photographie hergestellt ist, noch anschaulicher gemacht werden.

Fig. 7.
16. V. 28. Ein tiefer Querschnitt. Temperatur: 21° C.

Tabelle

1	Lage der Wunde	o	b	o	m	b	o	b	b
2	Zahl der Exemplare	6	9	16	13	12	13	14	11
3	Positive Krümmung in Prozenten	100	55	81	77	67	98	64	60
4	Krümmungszone	u—b		u—b			u—b		u—b
5	Negative Reaktion in Prozenten	×	(22)	×	×	×	×	×	×
6	Krümmung gezeichnet nach:	18—20 Stunden		12 St.			24 St.		14 St.

Diese Beobachtungen sprechen nun eindeutig gegen die Angabe Starks (1917, S. 478) von der akropetalen Ausbreitung der Krümmungsbewegung und gegen die (allerdings auf *Secale* sich beziehende) Angabe Bünnings (1927, S. 450), daß die Wachstumsänderung, die durch den Schnitt bewirkt wird, gleicherweise apikalwie basalwärts fortschreite.

Um meine Angaben zu vervollständigen, füge ich hier noch folgende Formel ein, in der die rotierten Keimlinge enthalten sind, deren Leitbündelflanke mit tiefgehendem Querschnitt verletzt wurde:

$$(\text{F } 6)\ \frac{147}{13}\left[+\frac{127}{13'}-\frac{1}{1}\right].$$

Ich lege aber auf diese hierbei auftretenden, wenn auch starken positiven Krümmungen keinen besonderen Wert aus Gründen, die später ersichtlich sein werden.

β) Querschnitte nicht tiefgehend.

Das Verhalten der tief eingeschnittenen Keimlinge habe ich so ausführlich behandelt, um das entgegengesetzte Verhalten der leicht quergeschnittenen Koleoptilen, das jetzt beschrieben werden soll, um so deutlicher hervortreten zu lassen. Zunächst wurden nicht rotierte Keimlinge an der Leitbündelflanke nur ganz vorsichtig angeritzt, meist zweimal dicht untereinander im Gegensatz zu den Keimlingen mit nur einem tiefgehenden Schnitt, der bis zur Mitte des Koleoptildurchmessers reichte. Von vornherein schließe ich hier alle Versuche aus, die bei niedriger Temperatur (19—21° C) angestellt wurden; denn nach Verwundung mit nur oberflächlich eindringendem Querschnitt erfolgte bei dieser Temperatur überhaupt

IV. ohne Kl.

sp	o	m	sp	o	o	b	sp	o	sp	mb	sp	o
14	7	20	3	3	25	13	16	5	14	17	17	16
14	71	80	×	66	80	85	12	80	(18)	100	×	100
u—b			u—b		u—b		u—b		u—b		u—b	
21	×	×	100	×	×	×	63	×	57	×	×	×
18 St.			21 St.		20 St.		?		12 St.		10 St.	

keine charakteristische Krümmungsbewegung mehr. Wenn man also die Versuche mit tiefen und die mit leichten Schnittwunden miteinander vergleichen will, müssen natürlich auch in der ersteren Gruppe die bei niedriger Temperatur ausgeführten von der Gesamtheit abgezogen werden. Die beiden folgenden Formeln gelten dementsprechend nur für die sekundären Reaktionen bei hohen Temperaturen (25—30° C). Ich nenne sie wieder sekundär, weil sie erst zwischen 5 und 24 Stunden nach der Verwundung auftreten und weil auch sie sich weit über die Wundstelle hinaus erstrecken.

$$\text{Tiefer Einschnitt: (F 7)} \quad \frac{643}{40}\left[+\frac{570}{38}, -\frac{75}{14}\right];$$

$$\text{leichter Einschnitt: (F 8)} \quad \frac{417}{33}\left[+\frac{35}{10}, -\frac{233}{29}\right].$$

Man sieht schon hier: Das Verhältnis zwischen der Zahl der positiven und negativen Krümmungen hat sich im Gegensatz zu

der tiefen bei der leichten Verwundung nahezu umgekehrt. An Hand der Tabelle V soll der Unterschied aber noch deutlicher gemacht werden (t = tiefer, l = leichter Einschnitt). Man achte besonders auf die in den Vertikalstäben befindlichen Parallelversuche mit beiden Verwundungsarten. Sie zeigen, daß, wenn oberflächlich quergeritzt wird, die typischen sekundären positiven Krümmungen nicht nur ausfallen (Tab. V, Nr. 3), sondern in mehr als 50% der Fälle an ihre Stelle sogar negative Krümmungen getreten sind, die sich am deutlichsten ebenfalls erst zwischen 5 und

Tabelle

1	t = tiefer, l = leichter Einschnitt	2 t,	2 t,	2 l	1 l,	1 t,	1 l	1 t
2	Zahl der Exemplare	8	9	18	13	14	16	16
3	Prozentzahl der sekundären positiven Krümmungen	(5—9) 100	(5—9) 100	(5—9) ×	(8—22) ×	(8—22) 100	(8—22) 11	(8—22) 100
4	Prozentzahl der sekundären negativen Krümmungen	20	(24) 12	66	45	(22) ×	70	×

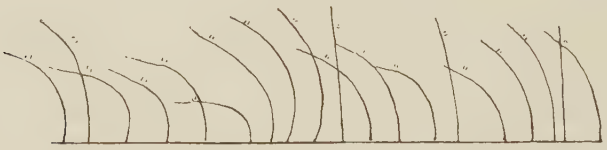

Fig. 8.
1. VII. 27. Zwei leichte Querschnitte. Temperatur: 32° C.

24 Stunden zeigen und daher ebenfalls als sekundär zu betrachten sind (Tab. V, Nr. 4). Die Fig. 8 und 9 mögen die Stärke dieser negativen Reaktionen veranschaulichen. In diesen negativen Krümmungen sind die primären negativen Reaktionen, die, wie wir früher (S. 277) sahen, auch nach leichten Querschnitten auftreten, mit enthalten. Während aber diese primären negativen Reaktionen nach tiefgehendem Querschnitt nur als geotropisch bedingte Durchgangsstadien zu betrachten sind und von sekundären positiven Krümmungen der gesamten Koleoptile gefolgt werden, sind hier die sekundären negativen Reaktionen als Fortsetzung

der primären negativen Krümmungen zu betrachten: Sie klingen nicht wieder ab, sondern dauern bis zu 24 Stunden an.

Als ich nun versuchte, diese negativen Reaktionen nach leichter Verwundung auch am Klinostaten zu bestätigen, erhielt ich merkwürdigerweise nur positive Krümmungen (zumal auch in Vergleichsversuchen zu solchen mit tiefgehendem Querschnitt an der Leitbündelflanke); zwei leichte Querschnitte:

$$(\text{F } 9)\ \frac{164}{14}\left[+\ \frac{145}{14}, -\ \frac{2}{2}\right].$$

V.

1 t, 1 l	2 l, 1 t	1 t, 2 l	1 t, 2 l, 2 l, 1 t, 1 t	2 l, 1 l
18 19	15 16	12 5	20 25 31 30 26	18 6
(9)	(10)	(6—20) (6—20)	(10—20)	
95 (20)	× 75	90 ×	80 (24) × 100 88	× ×
(20)	(24) (24)	(24)	(10)	(24)
× 60	74 38	× 60	× (20) 80 × ×	60 83

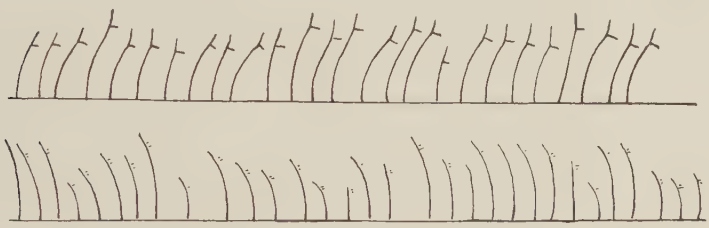

Fig. 9.
12. X. 27. Krümmung 10 Stunden nach Versuchsbeginn gezeichnet.
Oben: 1mal tief quer, unten: 2mal leicht quer eingeschnitten.

Alle diese Versuche fallen in jene Zeit, wo ich am Klinostaten zunächst nur an der Leitbündelflanke verletzte; mit dorsaler Verletzung begann ich erst, als ich schon mit Längsschnitten zu arbeiten angefangen hatte. Solche allein eindeutigen Versuche mit dorsalen oberflächlichen Querschnitten habe ich aber später deshalb nicht mehr besonders angestellt, weil ich inzwischen durch Vergleichung von Längs- und tiefen Querschnitten auf eine bessere Spur gekommen war.

2. Versuche mit einseitigen Querschnitten an dekapitierten Keimlingen.

Bisher handelte es sich in meinen Versuchen um Keimlinge, bei denen die zwischen Spitze und Wachstumszone bestehende Korrelation durch einen Querschnitt einseitig gestört wurde. Wie verhalten sich nun Koleoptilen solchen einseitigen Einschnitten gegenüber, wenn der Produktionsort der Wuchsstoffe vorher durch Dekapitation überhaupt beseitigt wird? Nach der Paálschen Hypothese darf alsdann eigentlich keine positive Krümmung mehr auftreten; denn da die Diffusion der Wuchsstoffe von der entfernten Spitze nicht mehr möglich ist, kann sie auch durch eine einseitige Verwundung nicht mehr einseitig gestört werden. Dieser Gedanke führte Beyer (1925) zu der Annahme: „Dekapitierte Keimlinge müssen unfähig sein, positiv-traumatische Krümmungen auszuführen".

Wenn andererseits nach der Auffassung Starks wachstumshemmende Stoffe von der Wunde produziert und nach unten befördert werden, müßten immer noch positive Wundkrümmungen unausbleiblich sein. In der Tat hatte Stark (1917, S. 505) angegeben, daß die Gramineenkoleoptilen auch im dekapitierten Zustand noch „vortrefflich reagieren". Doch schon Beyer behauptet ungefähr das Gegenteil (1925, S. 752ff.).

Allerdings muß auch bei Annahme der Paálschen Hypothese mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß selbst an dekapitierten Keimlingen geringere Korrelationsstörungen und damit schwache positive Krümmungen auftreten; denn vor allem die von Rothert entdeckte und neuerdings von Tendeloo (1927) und Dolk (1926) weiter erforschte Regeneration der physiologischen Spitze tritt komplizierend hinzu. Diese muß ja eine Neubildung der Wuchsstoffe zur Folge haben; infolgedessen könnte der Querschnitt doch evtl. eine erneute Korrelationsstörung bewirken.

Nach den Untersuchungen Dolks (1926) beginnt in der Spitze des dekapitierten Stumpfes die Neubildung der Wuchsstoffe etwa zwischen 2 und 3 Stunden nach der Dekapitation. Erst von diesem Zeitpunkt an wären also solche positiven Krümmungen wieder möglich. Daher habe ich zunächst festgestellt, ob auch schon vor Beginn der Spitzenregeneration, also vor 3 Stunden nach Versuchsbeginn, positive Krümmungen auftreten können.

a) Primäre positive Reaktionen.

Diese Frage wurde in Versuchen genauer untersucht, bei denen der Krümmungszustand besonders innerhalb der ersten 3 Stunden nach der Verwundung in halbstündigen Intervallen verfolgt wurde. Eingeschnitten wurde sofort nach der Dekapitation eines 3—4 mm langen Spitzenstückes etwa 2—4 mm unter der Dekapitationsfläche und zwar mit tiefem Querschnitt. In der Tat traten in diesen Versuchen, bei denen die Keimlinge meist nicht rotiert wurden, positive Krümmungen auf:

$$\text{(F 10)} \quad \frac{150}{12}\left[+\frac{79}{10}\right].$$

(Negative Krümmungen bleiben zunächst unberücksichtigt.) Möglicherweise entsprechen sie den primären positiven Krümmungen normaler quergeschnittener Keimlinge (vgl. S. 276), wenn sie auch — wohl infolge des Wundschocks durch die Dekapitation — erst etwas später, nach etwa 1—2 Stunden zu sehen waren. Wie jene beschränken sie sich aber ausschließlich auf die Wundstelle und könnten daher wieder als rein mechanisch bedingt angesehen werden.

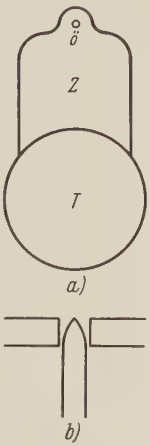

Fig. 10.

Deutlicher und häufiger waren solche positiven Krümmungen — sowohl bei nicht rotierten, als auch bei rotierten Keimlingen —, wenn nur $^1/_2$—1 mm der Spitze dekapitiert wurde [vgl. Tab. VI[1]), zunächst nur Stäbe 1—3]. Die Dekapitation wurde mit Hilfe einer festen Zinkplatte *(Z)* (Fig. 10 *a*, von oben gesehen) vorgenommen, die in horizontaler Richtung am Tubus *(T)* eines Mikroskopes angebracht war. Am vorderen Ende der Platte befand sich eine kleine Öffnung *(ö)*, in die der Keimling gerade hineinpaßte. Durch Drehen der Mikrometerschraube wurde die Keimlingsspitze genau in Höhe des oberen Lochrandes eingestellt (Fig. 10 *b*, im Querschnitt gesehen). Durch eine weitere Umdrehung — entsprechend $^4/_9$ mm Höhendifferenz — senkte sich die Platte so tief, daß nun rund $^1/_2$ (genauer $^4/_9$) mm der Spitze aus der Öffnung hervorschaute und mit der Rasierklinge abgehoben werden konnte.

1) Von Tabelle VI ab ist nicht mehr die Prozentzahl, sondern die wirkliche Zahl der Reaktionen angegeben.

Tabelle VI.

1 Zahl der Exemplare	2 Wieviel mm dekapitiert?	3 Primäre positive Reaktion vor 5 Stunden	4 Sekundäre positive Reaktion nach 5 Stunden	5 Sekundäre negative Reaktionzwischen 5 und 20 Std.	6 Durchschnittlicher Krümmungswinkel	7 Mit oder ohne Klinostat	8 Art der Einschnitte
16	3	·	·	11 (8—20)	—34°	—	2 leicht
22	1	11 (3)	1	17 (8—10)	—35°	—	1 tief
18	1	·	1	17 (8—10)	—48°	—	1 tief
10	2	·	·	10 (10—20)	—20°	—	1 leicht
12	0	8 (1)	12 (10—20)	·	·	—	1 tief
7	1	7 (3)	7 (10)	·	·	—	1 tief
15	1	9 (1)	·	8 (4—19)	—20°	—	1 leicht
13	1	5 (1)	·	9 (3—10)	—10°	—	1 leicht
11	1	·	7 (20)	8 (2—7)	·	—	1 tief
10	1/2	6 (3)	6 (8)	3 (4)	·	Kl	1 tief
7	0	7 (1)	7 (8)	·	+30°	Kl	1 tief
4	1/2	3 (2)	4 (5—20)	·	+35°	Kl	1 tief
13	1/2	2 (3)	13 (5—20)	·	+34°	Kl	1 tief

Sollte die Annahme einer einfachen mechanischen Wirkung der Verwundung zur Erklärung aller dieser schwachen, primären Krümmungen nicht ausreichen, so bieten sie auch für die Paálsche Hypothese keinerlei Schwierigkeiten[1]). Zumal wenn nur 1/2—1 mm der Spitze weggenommen wird, werden sicherlich noch Reste von Wuchsstoffen basalwärts diffundieren, zum mindesten diejenigen, die schon auf der Wanderung unterhalb der Dekapitationsfläche begriffen waren; diese werden alsdann natürlich von dem einseitigen Querschnitt aufgehalten.

Wichtiger sind für uns die Reaktionen der dekapitierten Keimlinge nach etwaigem Eintritt der Spitzenregeneration, also die Krümmungen, die etwa nach 4 Stunden beginnen könnten. Ich will sie wieder sekundär nennen.

b) Sekundäre positive Wundreaktionen.

Es soll zunächst die Frage beantwortet werden, ob die sekundären positiven Wundkrümmungen, die wir bei den tief quer-

1) Darauf weist übrigens schon Beyer in seiner letzterschienenen Arbeit hin (1928).

geschnittenen normalen Koleoptilen etwa nach 5 Stunden beginnen sahen, auch an dekapitierten Keimlingen, denen ein 3—4 mm langer Spitzenteil genommen ist, auftreten oder nicht. Voraussetzung für die jetzt anzuführenden Ergebnisse ist, daß der Querschnitt sofort nach Dekapitation etwa 3—4 mm unterhalb der Dekapitationsfläche angebracht wurde und daß er tief eindringt[1]):

1. Keimlinge nicht am Klinostaten rotiert, Leitbündelflanke verletzt:

$$(\text{F } 11) \quad \frac{344}{27}\left[+\frac{22}{12}, -\frac{177}{19}\right].$$

2. Keimlinge nicht am Klinostaten rotiert, dorsal oder ventral verletzt:

$$(\text{F } 12) \quad \frac{54}{4}\left[+\frac{2}{2}, -\frac{3}{2}\right].$$

3. Keimlinge am Klinostaten rotiert, Leitbündelflanke verletzt; die Krümmung verläuft also senkrecht zur Nutationsebene:

$$(\text{F } 13) \quad \frac{115}{12}\left[+\frac{21}{6}, -\frac{31}{8}\right].$$

4. Keimlinge am Klinostaten rotiert, dorsal verletzt; die positive Krümmung verläuft also gegen die Nutationsebene:

$$(\text{F } 14) \quad \frac{58}{7}\left[+\frac{8}{4}, -\frac{7}{3}\right].$$

5. Keimlinge am Klinostaten rotiert, ventral verletzt; die positive Krümmung fällt also mit der Nutation zusammen:

$$(\text{F } 15) \quad \frac{30}{6}\left[+\frac{18}{5}, -\frac{3}{1}\right].$$

Bei Verwertung der Zahlen der Klinostatenversuche muß folgendes berücksichtigt werden: Auch dekapitierte, am Klinostaten rotierte Kontrollexemplare zeigten eine mehr oder weniger starke Krümmung vom Korn weg, die also der Nutation normaler unverletzter rotierter Pflanzen analog ist:

$$(\text{F } 16) \quad \frac{118}{17}\left[\frac{76}{16}\ \text{Nutationen}\right].$$

---

1) Auch negative Reaktionen sind zwar in die folgenden Formeln aufgenommen, sie werden aber erst später (S. 294 ff.) besprochen. Hier sollen sie nur zeigen, daß die charakteristische sekundäre positive Krümmung normaler Keimlinge an dekapitierten Koleoptilen durchweg ausbleibt.

Positive oder negative Reaktionen, die mit dieser Bewegung zusammenfallen, dürfen also nicht ohne weiteres als Wundkrümmungen angesehen werden; denn es kann sich bei ihnen auch um einfache Nutationen handeln. Abzuziehen sind also 18 positiv gekrümmte Keimlinge aus F 15 und 7 negativ gekrümmte aus F 14. Tut man dies, so bleibt als Gesamtformel (für F 11 bis F 15) bestehen:

$$\text{(F 17)} \quad \frac{576}{53}\left[+\frac{53}{20}, -\frac{214}{30}\right].$$

Dieses Ergebnis vergleiche man nun mit den Reaktionen nach tiefem Querschnitt an normalen Keimlingen (F 1 + F 5, S. 280 u. 281):

$$\text{(F 18)} \quad \frac{1224}{95}\left[+\frac{1072}{93}, -\frac{77}{16}\right].$$

Danach wird man wohl sagen dürfen, daß die charakteristische sekundäre positive Krümmung, die wir an normalen Keimlingen immer auftreten sahen, an hinreichend weit dekapitierten Keimlingen im allgemeinen wegfällt oder gar durch negative Krümmungen überwunden wird, denen wir uns aber erst fernerhin zuwenden wollen. Bei den rotierten Keimlingen freilich ist, abgesehen von den Nutationen, selbst bei den auf der Leitbündelflanke tief quereingeschnittenen Koleoptilen keine ausgesprochene Krümmungsrichtung bevorzugt: Es erschienen bei ihnen einige positive Reaktionen, ihnen stehen aber ebenso viele negative Krümmungen gegenüber (s. F 13 u. F 14). Zunächst mögen noch Parallelversuche mit und ohne Dekapitation, die in Tabelle VII zusammengestellt sind, in den Stäben 1—3 deutlicher zeigen, daß nach Dekapitation von 1—3 mm sowohl bei den nicht rotierten als auch in den Versuchen dieser Tabelle bei den rotierten Keimlingen die sekundären positiven Krümmungen fast ausnahmslos nicht eingetreten sind.

Nur solche tief quergeschnittene Keimlinge, denen bloß $^1/_2$ bis 1 mm der Spitze weggenommen worden war, zeigten in einigen Fällen — diese sind in Tabelle VI, Nr. 4 aufgenommen — doch auch einheitliche sekundäre schwach-positive Krümmungen (stärkere Reaktionen aber nur in den beiden letzten Versuchen der Tabelle, + 35°, + 34°, Dekapitation von $^1/_2$ mm!). Diese Versuchspflanzen näherten sich also schwach dem traumatischen Verhalten tief quergeschnittener normaler Koleoptilen; das ist

aber auch leicht verständlich, da es ja sehr gut möglich ist, daß hier nicht der ganze Produktionsort der Wuchsstoffe entfernt wurde, und daß zugleich die Spitze viel schneller regeneriert wird als bei Dekapitation von 3—4 mm. Dazu kommt, daß selbst in dieser

Tabelle VII.

1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Exemplare	Wieviel mm dekapiert?	Sekundäre positive Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Sekundäre negative Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Durchschnittlicher Krümmungswinkel	Mit oder ohne Klinostat	Art der Einschnitte
9	0	8 (8 - 20)	·		—	1 tief
9	2	·	7 (6—20)		—	1 „
14	3	·	·		—	1 tief
13	0	12	·		—	1 „
16	3	·	1 (8)		—	1 tief
18	3	·	14 (8)	— 20°	—	1 „
20	3	·	10 (8)	— 15°	—	1 „
19	3	·	15 (8)	— 20°	—	1 „
10	0	10	·		—	1 tief
22	1	·	17 (8—10)	— 35°	—	1 „
14	3	·	13 (8—10)	— 25°	—	1 „
17	4	·	9 (8—10)	— 20°	—	1 „
14	0	10 (8—10)	·		—	1 tief
10	0	8 „	·		—	1 „
18	1	1 „	17 (8—10)	— 48°	—	1 „
13	2	1 „	11 („)	— 41°	—	1 „
18	3	· „	16 („)	— 20°	—	1 „
15	0	14 „	·		—	2 „
8	2		6 (12—20)	— 30°	Kl	1 tief
4	1/2	4 (5—20)	·	+ 35°	Kl	1 „
20	0	18	·	+ 60°	Kl	1 tief
9	3	3	·		Kl	1 „
18	3	·	·		—	1 „
6	3	·	·		Kl	2 tief (?)
6	3	·	·		Kl	1 „
11	3	·	6		Kl	2 tief
3	0	2	·		Kl	1 „
11	3	·	2		—	2 tief
12	3	·	7		Kl	1 tief

Versuchsreihe ebensoviele Gruppen mit einheitlichen, viel stärkeren sekundären negativen Krümmungen zu sehen waren:

$$(\text{F } 19)\quad \frac{136}{10}\left[+\frac{48}{7}, -\frac{63}{7}\right]$$

(vgl. dazu Tab. VI, Stäbe 5 und 6, sowie Fig. 11).

Die Befürchtung vor einer Komplikation der Versuche mit genügend weit (3—4 mm) dekapitierten Keimlingen durch die Spitzenregeneration ist also nach alledem unbegründet: Trotz Wiederbildung der Wuchsstoffe traten im allgemeinen, zum mindesten bei der großen Überzahl solcher nicht rotierten Keimlinge, keine positiven Krümmungen ein, obwohl sie, wie ich ausgeführt habe, theoretisch durchaus möglich wären.

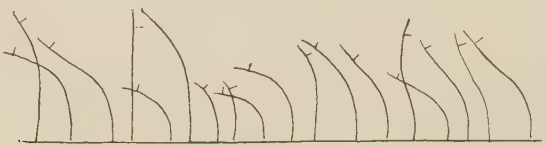

Fig. 11.

17. IX. 27. Temperatur: 30° C. 1 mal tief quereingeschnitten, 1 mm dekapitiert. Versuch ohne Klinostat.

c) Sekundäre negative Krümmungen.

I. Versuche mit tiefem einseitigem Querschnitt.

Zunächst muß hier noch einmal der tief quergeschnittenen Koleoptilen gedacht werden, denen mehr als 2 mm, durchweg 3—4 mm, der Spitze genommen worden war:

$$(=\text{F } 17)\quad \frac{576}{53}\left[+\frac{53}{20}, -\frac{214}{30}\right].$$

Außer diesem Gesamtresultat, das rotierte und nicht rotierte Keimlinge enthält, will ich die Ergebnisse der Versuche vor und nach dem November 1927 noch getrennt anführen:

1) Mai 1927—November 1927, nur Versuche ohne Rotation:

$$(\text{F } 20)\quad \frac{248}{16}\left[+\frac{8}{7}, -\frac{164}{14}\right].$$

2) November 1927—Oktober 1928.

a) Versuche mit nicht rotierten Keimlingen:

$$(\text{F } 21)\quad \frac{150}{15}\left[+\frac{16}{7}, -\frac{15}{7}\right].$$

b) Versuche mit rotierten Keimlingen (F 13 + F 14 + F 15):

$$(\text{F } 22) \quad \frac{203}{25}\left[+\frac{47}{15'}, -\frac{41}{12}\right].$$

Man sieht sofort: Nach dem November 1927 wurden die zahlreichen sekundären negativen Reaktionen der Formel 20, von deren Deutlichkeit Tabelle VII, Stäbe 4 und 5 einen Eindruck geben sollen, kaum noch beobachtet. Einen Grund dafür kann ich nicht angeben. Seit November 1927 habe ich immer wieder versucht, diese negativen Krümmungen auch am Klinostaten nachzuweisen; aber seitdem erschienen sie auch in Koleoptilstümpfen mit seitlichem tiefem Einschnitt nicht mehr bei Parallelversuchen ohne Klinostaten, obwohl Temperatur und Luftfeuchtigkeit immer wieder variiert wurden, um die Bedingungen jener ersten Versuche mit den starken und zahlreichen negativen Reaktionen wiederzufinden. Insofern konnte ich das Ergebnis Beyers (1925, S. 760), der ja auch starke negative Krümmungen beobachtete, wenn er sofort nach der Dekapitation einen seitlichen Einschnitt machte, nicht bestätigen.

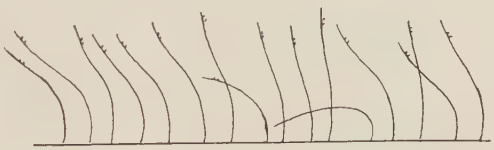

Fig. 12.

11. VII. 27. Temperatur: 31° C. Zwei leichte Querschnitte 3 mm dekapitiert, nicht rotiert.

II. Versuche mit leichten, einseitigen Querschnitten.

Um so eindeutiger waren die Ergebnisse der Versuche mit meist 2 oder sogar 3 leichten Einschnitten. Sie zeigten fast nur ausgesprochene sekundäre negative Krümmungen. (F 23) gibt zunächst ein Bild vom Verhalten der Keimlinge, die an der Leitbündelflanke verletzt, aber noch nicht am Klinostaten rotiert wurden. Die Einzelversuche wurden sowohl bei hoher als auch bei niederer Temperatur und zwar meist bei 90—100% relativer Luftfeuchtigkeit angestellt; in einigen war nur $^1/_2$—1 mm der Spitze abgetragen worden:

$$(\text{F } 23) \quad \frac{359}{31}\left[+\frac{25}{6'}, -\frac{237}{29}\right]$$

(vgl. auch Fig. 12).

Wenn die Leitbündelflanke verletzt wurde (F 24), erschien am Klinostaten allerdings eine etwas geringere Prozentzahl (etwa 50%)

negativer Reaktionen, aber bemerkenswerterweise doch sehr viel mehr solche als positive, während bei solcher Verwundung am Klinostaten die nicht dekapitierten Keimlinge, wie wir schon sahen, sich nur positiv krümmten.

$$(\text{F } 24) \quad \frac{186}{17} \left[+\frac{18}{5}, -\frac{92}{15}\right].$$

Auch die dorsal verletzten Keimlinge zeigten am Klinostaten eine eindeutige negative Krümmung, die indes nicht als nachweislich traumatisch bedingt angesehen werden darf, da sie mit der Nutation der dekapitierten Kontrollexemplare zusammenfällt, wenn diese auch durchweg viel schwächer war:

$$(\text{F } 25) \quad \frac{102}{13} \left[+\frac{3}{2}, -\frac{88}{13}\right].$$

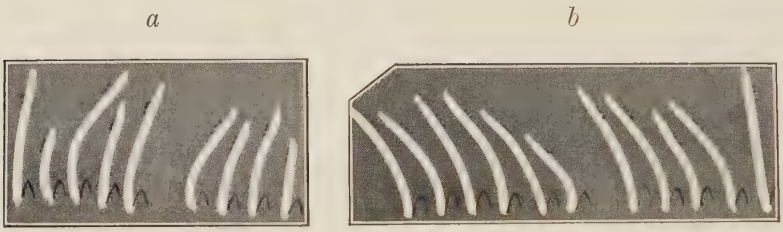

Fig. 13.

15. X. 28. Temperatur: 19° C. *a* = zwei leichte Querschnitte an der ventralen, *b* = an der dorsalen Seite. (3 mm dekapitiert.)

Am Klinostaten wurde daher eine große Zahl von Versuchen mit ventral verletzten Keimlingen angestellt, in denen die negative Krümmung gegen diese schwache Nutation verlaufen mußte. F 26 zeigt das Ergebnis:

$$(\text{F } 26) \quad \frac{177}{21} \left[+\frac{4}{2}, -\frac{121}{20}\right].$$

In dieser Reihe lehrten am deutlichsten diejenigen Versuche, bei denen am vorsichtigsten und zwar mit drei leichten Querschnittchen angeritzt wurde, daß solche Verwundungen die verletzte Seite konvex machen, also negative Reaktionen auslösen. Daß es sich hier wirklich um traumatische Krümmungen und nicht, wie bei den primären negativen Krümmungen normaler Koleoptilen, um geotropische Reaktionen handelt, ist vor allem aus den Parallelversuchen in den Horizontalstäben der Tabelle VIII und aus den beigefügten Abbildungen zu ersehen (Fig. 13 und 14). Diese zeigen, daß sie

eben auch am Klinostaten auftreten und zwar der Nutation entgegen.

Zusammenfassend läßt sich nun für die dekapitierten Keimlinge sagen, daß die sekundären Krümmungen nach tiefem Querschnitt nicht so eindeutige Ergebnisse geliefert haben wie bei normalen Koleoptilen: Während allerdings bei den **nicht rotierten** dekapitierten Keimlingen sekundäre negative Krümmungen (an Stelle der bei den normalen Keimlingen auftretenden sekundären positiven Krümmungen) überwiegen (F 20) — freilich wurden sie bei solchen von November 1927 ab kaum mehr beobachtet (F 21) —, konnte bei den tief eingeschnittenen und **rotierten** Keimlingen keine bevorzugte Krümmungsrichtung festgestellt werden: Meist erfolgten

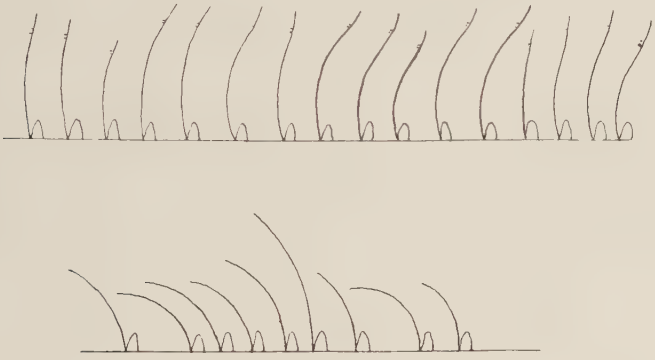

Fig. 14.

7. III. 28. Oben: 3 mm dekapitiert, zwei leichte ventrale Querschnitte. Unten: Nutationen der Kontrollpflanzen.

alsdann gar keine sekundären Reaktionen, oder wenige positive und negative Krümmungen erschienen in ungefähr gleicher Zahl (F 22). In einigen Versuchen, bei denen nur $^1/_2$—1 mm der Spitze abgetragen worden war, traten allerdings auch einheitliche positive Reaktionen auf (F 19); aber auch ihnen stehen ebenso viele Versuche gegenüber, die einheitliche negative Krümmungen zeigten (F 19).

Solches schwankende Verhalten der tief quergeschnittenen dekapitierten Keimlinge kann aber wohl nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, wieviele neue Möglichkeiten infolge der Dekapitation eingeführt werden und die Analyse erschweren. Darauf wurde in diesem Abschnitt ja oft genug hingewiesen.

Tabelle VIII.

v = ventrale, d = dorsale Seite, l = Leitbündelflanke

1	2	3	4	5	6	7	8
Zahl der Exemplare	Wieviel mm dekapitiert?	Sekundäre positive Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Sekundäre negative Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Durchschnittlicher Krümmungswinkel	Mit oder ohne Klinostat	Art der Einschnitte	Welche Seite verletzt?
10	2	·	10 (9)	— 20°	—	1 leicht	l
13	3	·	11 (8—20)	— 37°	—	2 leicht	l
15	0	·	11 (10—20)	— 40°	—	2 leicht	l
17	0	17 (10)	·	+ 30°	—	1 tief	l
18	3	·	18 (5—20)	— 40°	—	2 leicht	l
15	3	·	13	— 35°	—	2 leicht	l
15	0	·	12	— 26°	—	2 leicht	l
17	3	·	14 (10—20)	— 33°	Kl	2 leicht	v
9	0	·	·	Nut. 50°	Kl	Kontrollpfl.	·
12	4	·	11 (10—20)	— 23°	Kl	2 leicht	l
5	4	·	5 („)	— 70°	Kl	2 längs	v
8	3	·	7 (10—20)	— 50°	Kl	3 leicht	d
7	3	·	7 (10—20)	— 26°	Kl	3 leicht	v
8	3	·	6 (24)	— 26°	Kl	3 leicht	v
6	3	·	6 (24)	— 26°	Kl	3 leicht	v
5	3	4 (24)		+ 30°	Kl	1 tief	v
6	3	·		·	Kl	Kontrollpfl.	·
11	3	·	9 (23)	— 25°	Kl	3 leicht	v
6	3	6	·	+ 35°	Kl	1 tief	v
16	3	1 (14)	10 (14)	— 20°	Kl	3 leicht	v
25	3	·	23 (14)	— 40°	Kl	3 leicht	d
11	3	·	8 (23)	— 26°	Kl	3 leicht	v
9	3	·		Nut. 17°	Kl	Kontrollpfl.	·
11	3	·	10 (20)	— 39°	Kl	3 leicht	d
9	3	·	8 (20)	— 25°	Kl	3 leicht	v

Eindeutige Ergebnisse lieferten dagegen sowohl die rotierten als auch diejenigen nicht rotierten dekapitierten Keimlinge, an denen nur oberflächliche, leichte Querschnitte einseitig angebracht wurden: Sie zeigten ausgesprochene sekundäre negative Wundkrümmungen (F 23—26), und zwar selbst dann, wenn sich die leichten Einschnitte auf der Leitbündelflanke befanden (F 24).

3. Versuche mit einseitigen Längsschnitten an normalen Keimlingen.

Im folgenden handelt es sich wieder nur um sekundäre Krümmungen (die sich also zwischen 5 und 24 Stunden zeigen). Doch sei erwähnt, daß nach Verwundung mit Längsschnitt eine schwache primäre positive Krümmung nur ganz selten beobachtet wurde und zwar bei nicht rotierten Keimlingen; doch wird es sich in diesen Fällen sicherlich wieder bloß um eine mechanisch bedingte Krümmung gehandelt haben, da sie sich nur auf die Wundstelle beschränkte.

Schon Stark (1917, S. 483) hat sich die Frage vorgelegt: Wenn der „positive Traumatotropismus" nur auf Korrelationsstörung beruhen sollte, müßten dann nicht nach Verwundung mit Längsschnitten (im Gegensatz zu Querschnitten) diese Krümmungen ausbleiben oder wenigstens schwächer werden, weil eine solche Wunde gar kein oder nur ein sehr schwaches Hindernis für die Wanderung wachstumsfördernder Stoffe zu bedeuten vermag? Seine experimentelle Prüfung dieses Gedankens zeigte aber auch an solchen Keimlingen vorzugsweise positiv-„traumatotropische" Krümmungen (Stark, 1917).

Schon Paál (1919, S. 441) kam dagegen zu wesentlich anderen Ergebnissen: Nur ganz ausnahmsweise traten positive Krümmungen unterhalb des Längsschnittes ein, nämlich nur bei 6 von 94 Keimlingen. Allerdings auch für negative Reaktion findet man in seinen Tabellen nur eine Angabe (1 Exemplar war negativ gekrümmt, 1919, S. 457). Beyer (1925, S. 763) schreibt nur ganz gelegentlich von einer Bestätigung der negativen Krümmung, die Paál in den Versuchen mit Längsschnitt gesehen hat.

Dem widersprechen dagegen die Ergebnisse Boysen-Jensens und Nielsens (1924, S. 329), die mit Längsschnittverwundung, wie Stark, wieder nur positive Reaktionen erhielten.

Endlich Bünning (1927, S. 455) spricht noch einmal, doch auch nur nebenbei, wieder von entsprechenden negativen Wundkrümmungen, aber an *Secale*.

Größere Versuchsreihen sind also nur von Stark, Paál, Boysen-Jensen und Nielsen ausgeführt worden und zwar mit einander ganz widersprechenden Resultaten.

Ähnliche Versuche brachten mich nur auf langem Umwege zu der Überzeugung nicht nur, daß bei Anbringung von Längs- statt Querschnitten die positiven Krümmungen ausgeschaltet sind, sondern daß (wohl infolgedessen) alsdann die negative Wundkrümmung der *Avena*-Koleoptile am klarsten und stärksten zutage tritt. Als wesentliches Hilfsmittel bewährte sich dabei der Klinostat, der in den oben erwähnten Arbeiten zur Entscheidung dieser Fragen nicht verwendet worden ist. Für die Darstellung meiner Versuche empfiehlt sich eine ähnliche Einteilung wie früher. Daher seien zunächst meine Versuche ohne Klinostatenrotation wiedergegeben. In allen ferner zu beschreibenden Versuchen wurde mit einer Rasierklinge ein 2—3 mm langer Längsschnitt vorsichtig etwa 2 mm unterhalb der Koleoptilspitze angebracht (der allenfalls noch das Primärblatt traf).

a) Keimlinge nicht am Klinostaten rotiert, Leitbündelflanke längs verletzt.

Nur in einem Versuch vom 4. X. 1927 wurden deutliche sekundäre positive Krümmungen gesehen, die sich zum Teil auch über die Wundstelle erstreckten: von 12 Exemplaren waren 11 positiv gekrümmt zwischen 6 und 12 Stunden nach Versuchsbeginn, davon 6 deutlich über die Wundstelle hinaus.

Während dieser Versuch bei mittlerer Luftfeuchtigkeit stattfand (50—60%), sind alle anderen Versuche dieser Reihe (158 Keimlinge in 15 Gruppen) bei hoher relativer Luftfeuchtigkeit (90—100%) ausgeführt worden. Darauf führe ich das gleich zu schildernde, von diesem ersten Versuche abweichende Verhalten der Keimlinge zurück, ohne aber eine sichere Erklärung dafür geben zu wollen. Wahrscheinlich erhielt auch Stark (1917, S. 481) nur deshalb ausschließlich positive Reaktionen, weil er in ziemlich trockener Luft arbeitete, nämlich bei 55—65% relativer Luftfeuchtigkeit.

Alle meine 15 Gruppen zeigten nunmehr ausschließlich sekundäre negative Krümmungen:

$$(\text{F } 27) \quad \frac{158}{15}\left[+\frac{5}{4'}, -\frac{138}{15}\right]$$

(vgl. dazu Tab. IX).

Diese Krümmungen begannen oft schon nach 2 Stunden und erreichten ihr stärkstes Ausmaß etwa nach 10 Stunden; alsdann traten allmählich geotropisch bedingte Abschwächungen ein, aber

selten bis zum Verschwinden der Krümmungen. Daraus, daß diese negative Reaktion mehr als 10 Stunden andauert und danach selten ganz abklingt, ist schon zu ersehen, daß sie nicht etwa nur die Folge einer durch Geotropismus bedingten Krümmung sein kann, analog den primären negativen Krümmungen, die im Anfang meiner Arbeit für quer geschnittene Koleoptilen beschrieben worden sind. Diese waren ja immer schon spätestens nach 5 Stunden verschwunden und wurden von der deutlichen sekundären positiven Reaktion abgelöst, die aber bei den längsgeschnittenen Keimlingen immer ausblieb (bis auf die erwähnte Ausnahme vom 4. X. 1927). Quergeschnittene Keimpflanzen sind also schon nach 10 Stunden deutlich sekundär positiv gekrümmt, während längsgeschnittene Exemplare nach dieser Zeit immer noch negative Krümmungen zeigen (vgl. auch die Parallelversuche in den Horizontalstäben der Tab. IX).

Tabelle IX.

Nicht rotierte Keimlinge an der Leitbündelflanke verletzt.

1	2	3	4	5
Zahl der Exemplare	Positive Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Negative Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Art der Einschnitte	Durchschnittlicher Neigungswinkel
18	17 (10)		1 tief quer	+ 25°
16	·	15 (10)	1 längs	— 17°
14	·	13 (10—20)	1 längs	— 35°
13	·	12 (10—15)	1 längs	— 15°
9	·	7 (10—15)	2 längs	— 26°
3	3 (10)	·	1 od. 2 quer	+ 20°
13	·	12 (2)	längs (rechts)	— 25°
9	·	8 (2)	längs (links)	— 17°
25	·	17 (6)	1 Stich	— 15°
13	·	11 (7—10)	1 längs	— 20°
15	·	14 (7—10)	1 längs	— 15°
12	·	9 (7—10)	1 längs	— 15°
12	10 (7)	·	1 quer	+ 20°
9	·	8 (7)	1 längs	— ?°

b) Keimlinge nicht am Klinostaten rotiert. Längsverletzung in der Medianebene.

Dasselbe Ergebnis wie oben erzielte ich, wenn ich die dorsale oder ventrale, also eine der leitbündelfreien Seiten verwundete:

$$(F\ 28)\quad \frac{97}{10}\left[+\frac{0}{0'}, -\frac{78}{10}\right].$$

(Die Temperatur bei dieser Versuchsreihe war höher als 24°, vgl. dazu Tab. X.)

Tabelle X.

Nicht rotierte Keimlinge an der leitbündelfreien Seite verletzt.

1	2	3	4	5
Zahl der Exemplare	Positive Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Negative Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Art der Einschnitte	Durchschnittlicher Neigungswinkel
11	10 (8—18)		1 tief quer	+ 10°
10	·	10 (8—18)	1 längs	— 20°
15	·	10 (8—10)	1 längs	— 15°
4	4 (8)		1 tief quer	+ 30°
9	·	9 (4—10)	2 längs	— 19°
7	·	6 (4—10)	2 längs	— 21°

Diese Versuche ohne Klinostaten konnten allein genommen die bisherige Unsicherheit noch nicht beseitigen. Dazu waren unbedingt Rotationsversuche erforderlich.

c) Keimlinge am Klinostaten rotiert, Leitbündelflanke längs verletzt.

In diesen Versuchsreihen trat wieder die schon S. 281 erwähnte, die Analyse der Wundkrümmungen erschwerende merkwürdige Besonderheit auf: Normale Keimlinge nämlich, die am Klinostaten rotiert und an der Leitbündelflanke quer (leicht oder tief) verletzt werden, sind kaum zu sekundären negativen Krümmungen zu bewegen. Hier waren vielmehr immer sekundäre positive Krümmungen zu verzeichnen. Dasselbe zeigt nun F 29 für Verwundung mit Längsschnitt an der Leitbündelflanke. Es traten auch hier merkwürdigerweise nur wenige negative, sondern meist positive Krümmungen auf:

$$(F\ 29)\quad \frac{153}{17}\left[+\frac{106}{15'}, -\frac{27}{6}\right]$$

(vgl. auch Tab. XI).

Tabelle XI.

Rotierte Keimlinge an der Leitbündelflanke verwundet.

1	2	3	4	5
Zahl der Exemplare	Sekundäre positive Krümmung	Sekundäre negative Krümmung	Durchschnittlicher Neigungswinkel	Art der Einschnitte
4	4 (15)	·	80°	längs
12	10 (8)	·	52°	längs
20	20 (10—20)	·	68°	längs
16	16 (10—20)	·	36°	längs

Die Feuchtigkeit der Luft betrug in diesen Versuchen durchweg mehr als 90 %, so daß ich diese positiven Krümmungen nicht auf zu große Trockenheit zurückführen kann. Für die positiven Krümmungen nach Längsschnitt an der Leitbündelflanke sei ferner hier noch hingewiesen auf Fig. 17 und entsprechende (mit * bezeichnete) Parallelversuche der Tabelle XV, welche zeigen, daß Längsschnitte einmal zur positiven (bei Leitbündelverletzung) und ein andermal zur negativen Krümmung führt (bei Verletzung der ventralen Seite). Auf eine Erklärungsmöglichkeit für diese positiven Reaktionen nach Leitbündelverletzung werde ich erst im theoretischen Teil eingehen.

d) Keimlinge am Klinostaten rotiert, Dorsalseite längs verletzt.

Durch die folgenden Versuchsreihen sollte die Frage beantwortet werden, ob *Avena* am Klinostaten positiv, also der Nutation entgegen, reagiert, wenn die Dorsalseite mit Längsschnitt verletzt wird. Nach Querschnitt traten ja in diesem Falle überaus starke positive Krümmungen zur Wunde hin auf (vgl. S. 281). In erster Linie handelt es sich hier infolgedessen um Parallelversuche mit Längs- und Querschnitten an der Dorsalseite (vgl. die Parallelversuche in den Horizontalstäben der Tab. XII und Fig. 15). Im Gegensatz zu den quer eingeschnittenen Koleoptilen trat infolge eines dorsalen Längsschnittes nun aber keine positive Reaktion ein, sondern die Keimlinge krümmten sich fast ausnahmslos von der Wunde weg, also im Sinne der Nutation:

$$(\mathrm{F}\ 30)\quad \frac{212}{21}\left[+\frac{6}{1'}-\frac{179}{20}\right].$$

Tabelle XII.

Dorsaler Längs- oder Querschnitt an rotierten, normalen Keimlingen.

1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Exemplare	Positive Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Negative Reaktion zwischen 5 und 20 Std.	Durchschnittlicher Neigungswinkel	Differenz der beiden Winkel	Art der Einschnitte	Zone
9	9 (6—24)		+ 50°	133°	1 tief quer	0
11	·	11 (3—24)	— 83°		1 längs	0
3	3 (5—19)		+ 53°	113°	1 tief quer	0
12	·	11 (5—19)	— 60°		1 längs	0
9	·	9 (5—19)	— 67°		2 längs	0
11	9 (5—16)		+ 48°	124°	1 tief quer	0
11	·	11 (10—16)	— 76°		1 längs	0
10	10 (6—20)		+ 43°	105°	2 tief quer	m
14	·	12 (10—20)	— 62°		2 längs	m
13	12 (8—20)		+ 48°	128°	1 tief quer	0
14	·	14 (10—20)	— 85°		1 längs	0
8	·	8 (10—20)	— 73°		1 längs	0
6	·	6 (10—20)	— 85°		1 längs	sp
11	11 (5—20)		+ 102°	180°	1 quer	0
14	·	14 (10—20)	— 78°		1 längs	0

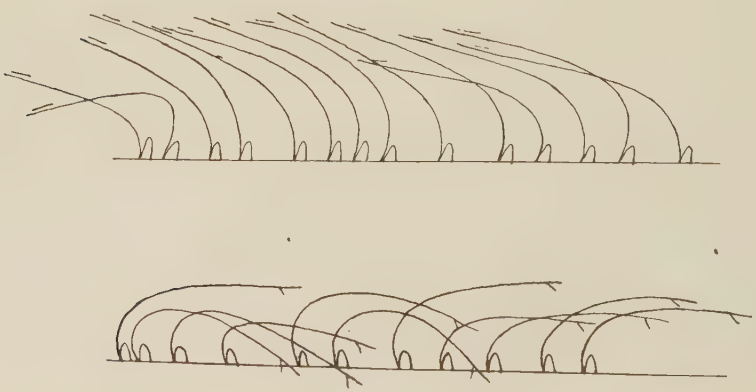

Fig. 15.

9. VI. 28. Oben: ein Längsschnitt (dorsal). Unten: ein Querschnitt (dorsal).

Daher ist das noch kein Beweis für negative Wundkrümmungen. Daß aber keine positiven Krümmungen erfolgten, ist für uns ebenso wichtig; denn es ist eine Bestätigung der Befunde Paáls, der bei seinen Versuchen ohne Rotation dasselbe gefunden hat.

Die negativen Krümmungen reichten immer von der Wunde bis zur Koleoptilbasis, auf die sie sich später, nach etwa 10 bis 20 Stunden, oft allein beschränkten, ähnlich wie das bei der normalen Nutation auch der Fall ist. Die Temperatur betrug meist 20° C, einmal 33° C und zweimal 25° C. Die relative Feuchtigkeit der Luft lag (mit zwei Ausnahmen) zwischen 90 und 100 %.

e) Keimlinge rotiert, ventrale Seite längs verletzt.

Einen exakten Beweis für die traumatotropische Natur der negativen Krümmungen würden nur Keimlinge liefern können, die sich nach ventralem Längsschnitt der Nutation entgegen über das Korn herüber krümmen. Solche Versuche habe ich sehr oft wiederholt. Standen die Versuchspflanzen in zu trockener Luft (50—70 %), so traten bei solchen Versuchspflanzen auch am

Tabelle XIII.

1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Exemplare	Welche Seite verletzt?	Positive Reaktion zwischen 5 u. 20 Std.	Negative Reaktion zwischen 5 u. 20 Std.	Durchschnittl. Krümmungswinkel	Relative Luftfeuchtigkeit	Art der Einschnitte
14	v	14 (3—17)		+ 62°	50	1 tief quer
14	v	14 (3—17)		+ 40°	50	1 längs
13	d	·	12 (5—17)	— 82°	90	1 längs
6	v	·	5 (5—17)	— 32°	90	2 längs
7	d	·	7 (5—17)	— 78°	90	2 längs
6	d	·	6 (5—17)	— 65°	90	2 längs
7	d	7 (3—23)	·	+ 62°	50—60	1 tief quer
12	d	11 (3—23)	·	+ 63°	50—60	1 tief quer
8	v	6 (3—23)	·	+ 66°	50—60	2 längs
14	v	14 (3—24)	·	+ 57°	60—70	2 längs
11	d	8 (3—24)	·	+ 40°	60—70	1 tief quer
13	v	·	10 (10—24)	— 39°	95	2 längs
6	d	6 (3—24)	·	+ 63°	95	1 tief quer
4	·	·	·	Nut. 55°	95	Kontrollpfl.

Klinostaten immer nur positive Krümmungen ein, die aber, da sie mit der Nutation zusammenfallen, nicht als positiv-traumatotropisch angesehen werden dürfen. Dieser Befund deckt sich mit den Ergebnissen an nicht rotierten, längs eingeschnittenen Keimlingen

Tabelle

Längsschnitt an der ventralen

(Alle Versuche in

1	Zahl der Exemplare	10	14	6	6	13	10	8	13	10	16	17	8
2	Sekundäre positive Reaktion	3	4									13	
3	Sekundäre negative Reaktion	3	2	5	3	8	8	8	10	7	11	2	8
4	Zahl der Längsschnitte	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2

Fig. 16. 20. VI. 1928.
Temperatur: 19° C. Zwei Längsschnitte an der ventralen Seite; rechts: 9 Kontrollpflanzen.

bei Stark (1917), der ja immer in geringer Feuchtigkeit (55 bis 65 %) arbeitete. Im ganzen erschienen in meinen Versuchen an 72 längs geschnittenen Pflanzen, die in trockener Luft standen (50—70 %), 52 „positive", mit der Nutation identisch verlaufende Krümmungen, aber keine einzige negative, während Vergleichsversuche bei hoher Luftfeuchtigkeit (einige davon in den Horizontalstäben der Tabelle XIII) deutliche negative Reaktion zeigten:

$$(\text{F } 31) \quad \frac{315}{31}\left[+\frac{27}{5}, -\frac{213}{30}\right].$$

Formel 31, Tabelle XIV und besonders deutlich Tabelle XV, die in den Vertikalstäben die verschiedenartigsten Vergleichsversuche wiedergibt, sowie die Fig. 16 und 17, mögen zeigen, daß

in nahezu wasserdampfgesättigter Luft (90—100 %) fast ausschließlich starke negative Krümmungen auftraten. Es zeigte sich also eine Abhängigkeit der negativen Krümmungen vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft[1]).

XIV.

Seite rotierter Keimlinge.

der Tabelle enthalten.)

6	15	16	10	7	10	9	9	14	7	14	5	8	12	12	11	4	6	9
								4								3		
5	7	13	9	7	10	8	9	13	6	9	4	5	9	7	5		3	9
1	2	2	2	2	2	1	1	1—2	1—2	2	1	1	1	2	2	1	2	1

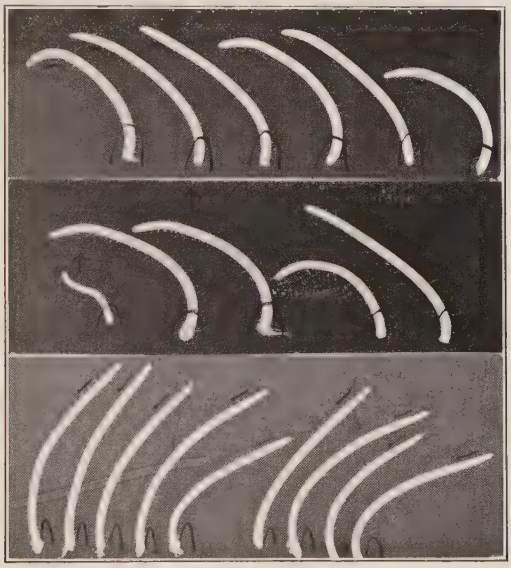

Fig. 17. 30. VIII. 28.
Oben und Mitte: Leitbündelflanke längsgeschnitten;
unten: ventrale Seite längsgeschnitten.

1) Diese Abhängigkeit kommt für die sekundären positiven Wundkrümmungen nach Querschnitt nicht in Frage. Diese zeigten sich, wie einige Versuche der Tabelle XIII und folgende Formel deutlich machen, ja auch in Versuchen bei geringer Luftfeuchtigkeit (50—70 %).

$$\text{Dorsaler Querschnitt: (F 32)} \quad \frac{137}{9}\left[+\frac{120}{9}, -\frac{0}{0}\right].$$

Schon diese Tatsache deutet darauf hin, daß die sekundären positiven und negativen Wundkrümmungen wesensverschieden sind.

Tabelle XV.

Längsschnitte an normalen Keimlingen.

1	Zahl der Exemplare	10	21			16	5	5	8	6	10	16	10	9	9	9	20	4	14	8	8	7	2	9
2	Welche Seite verletzt	v	d		v	·		·	v	v	·	v	v	v	·	v	l	·	v	l	l	v	d	v
3	Positive Reaktion zwischen 5 u. 20 Std.	·	19		·	·		·	·	·	·	·	·	·	·	·	20	·	·	8	8	·	·	·
				(15)	·	·		·	·	·	·	·	·	·	·	·	(2—20)	·	·	8	(10—24)	·	·	·
4	Negative Reaktion zwischen 5 u. 20 Std.	8	·		7	·		11	·		8	5	13		10	8	·		13			6	2	9
		(15)	·		(24)	·		(20—30)			(25)		(10—24)		(4—23)	(4—23)	(4—24)		(3—20)			(10—24)	(10—20)	(10—20)
5	Durchschnittl. Krümmungswinkel	—			—			—			—		—		—	—	—		—			—	—	—
		45°			46°			62°			53°	38°	31°		53°	34°	53°		60°			60°	45°	36°
		+			Nut.			Nut.			Nut.		Nut.		Nut.		+		Nut.	+		·		
		41°			80°			55°			60°		40°		29°		68°		27°	36°				
6	Art der Einschnitte	2 längs			1 tief quer			1 längs			2 längs		2 längs		1 längs		1—2 längs		1—2 längs	1 längs		1—2 längs	1 längs	1 längs
					Kontrollpfl.			Kontr.			Kontr.		Kontr.		Kontr.		Kontr.		Kontr.	2 längs		1 längs	2 längs	1 längs
					2 längs			1 längs			2 längs		1 längs		2 längs		1 längs		2 längs	1 längs		2 längs	1 längs	1 längs

Die 8—9 % (27 : 315) positiven Krümmungen in F 31 dürften sich wohl leicht auf ein Überwiegen der Nutationswirkung über den Einfluß des Wundreizes zurückführen lassen, wie es bei starker Nutationstendenz, aber schwachem Wundreiz offenbar besonders leicht möglich ist. Dementsprechend sind die positiven Reaktionen durchweg nur an Keimlingen mit einem Längsschnitt aufgetreten (vgl. Tab. XIV, Nr. 2 und 4), und gelang die Auslösung der negativen Reaktion im allgemeinen am besten bei Koleoptilen mit zwei parallelen Längseinschnitten; immerhin gab es auch nach einem Längsschnitt noch 9 Versuche mit deutlich negativen Krümmungen (vgl. Tab. XIV).

Wie die Fig. 16 und 17 zeigen, sind die negativen Krümmungen infolge von zwei Längseinschnitten an rotierten Keimlingen auffallend stark ausgefallen. Das ist um so bemerkenswerter einerseits eben wegen der oben hervorgehobenen Gegenwirkungen, die von der Nutationstendenz ausgehen dürften, und andererseits wegen gleichsinniger Gegenwirkungen, die zum mindesten bei zwei parallelen Längsschnitten durch eine geringe einseitige Hemmung der zwischen Spitze und Basis der Koleoptile bestehenden Korrelation möglich sein könnten.

4. Versuche mit einseitigen Längsschnitten an dekapitierten Keimlingen.

Wie sich in meinen Versuchen gezeigt hat, sind also bei normalen Keimlingen Längsschnitte und leichte Querschnitte in ihren Wirkungen ähnlich. Trifft das auch noch für dekapitierte Koleoptilen zu? In diesem Falle müßten auch infolge von Längseinschnitten wie nach leichten Quereinschnitten sekundäre negative Reaktionen auftreten. Meine Versuche bestätigten diese Vermutung. Die danach gebildete Formel

$$\text{(F 33)} \quad \frac{340}{34}\left[+\frac{3}{1}, -\frac{285}{32}\right]$$

soll wieder in der bekannten Weise aufgelöst werden.

1. Keimlinge nicht rotiert, Leitbündelflanke längs verletzt:

$$\text{(F 34)} \quad \frac{37}{3}\left[+\frac{0}{0} \quad -\frac{33}{3}\right];$$

2. Keimlinge nicht rotiert, ventrale Seite längs verletzt:

$$\text{(F 35)} \quad \frac{32}{3}\left[+\frac{0}{0} \quad -\frac{22}{3}\right].$$

Die negativen Krümmungen, die hier immer schon zwischen 3 und 6 Stunden beginnen, gehen erst im Laufe eines Tages allmählich zurück (keine positiven Reaktionen).

3. Keimlinge rotiert, Leitbündelflanke längs verletzt: Tabelle XVI zeigt bemerkenswerterweise starke negative Krümmungen. Es besteht also ein scharfer Gegensatz zwischen den normalen und dekapitierten Keimlingen. Bei ersteren gab es ja positive Krümmungen (vgl. S. 302); doch sind die beiden angeführten Parallelversuche der Tabelle XVI die einzigen, die ausgeführt wurden.

Tabelle XVI.

Längsschnitt an der Leitbündelflanke (*l*) dekapitierter Keimlinge.

1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Exemplare	Wieviel mm dekapitiert?	Positive Reaktionen zwischen 5 u. 20 Std.	Negative Reaktionen zwischen 5 u. 20 Std.	Durchschnittl. Krümmungswinkel	Art der Einschnitte	Welche Seite verletzt?
9	3	·	9 (8—24)	— 45°	2 längs	*l*
16	0	16 (8—24)	·	+ 36°	1 längs	*l*
8	3	·	6 (16—24)	— 35°	2 längs	*l*
8	3	·	8 (10—24)	— 32°	1 längs	*l*
2	3	·	2 (10—24)	— 30°	2 längs	d
9	3	3 (10—20)	— 3	— 20°	1 längs	*l*
8	3	·	8 (10—20)	— 45°	1 längs	v
2	3	·	2 (10—20)	— 45°	1 längs	d

4. Keimlinge rotiert, Dorsalseite längs verletzt: Die Versuche dieser Reihe, die auch wieder größtenteils zu sekundären negativen Krümmungen führten, sind wieder nicht beweisend für negativen Traumatotropismus, da die Krümmung mit der allerdings schwächeren Nutation dekapitierter Koleoptilen zusammenfällt. Einige von ihnen sind in der Tabelle XVII als Vergleichsversuche zu ventraler Reizung aufgenommen.

5. Keimlinge rotiert, Ventralseite verletzt: Um so klarer sind die Ergebnisse der letzten Versuchsreihe ausgefallen, die zugleich ein Bild von der Stärke der sekundären negativen Krümmungen geben.

$$(\mathrm{F}\ 36)\quad \frac{213}{18}\left[+\frac{0}{0}\ -\frac{196}{18}\right].$$

(Vgl. vor allem Tabelle XVII und die Fig. 18 und 19.)

Tabelle XVII.

Ein oder zwei Längsschnitte an dekapitierten Keimlingen.

1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Exemplare	Wieviel mm dekapitiert?	Positive Reaktionen zwischen 5 u. 20 Std.	Negative Reaktionen zwischen 5 u. 20 Std.	Durchschnittl. Krümmungswinkel	Welche Seite verletzt?	Art der Einschnitte
15	3	·	14 (10—20)	— 90°	v	2 längs
3	3	·	·	·	·	dekap. Kontr.
6	·	·	5 (10—20)	— 74°	d	2 längs
12	·	·		Nut. 70°	·	Kontrollpfl.
14	3	·	14 (10—20)	— 40°	v	1 längs
4	·			Nut. 55°	·	Kontrollpfl.
5	3		5 (10—24)	— 50°	v	2 längs
6	·	6 (5—24)		+ 63°	d	1 tief quer
5	4	·	5 (12—20)	— 70°	v	2 längs
4	4	·	4 (12—20)	— 50°	d	2 längs
20	4—5	·	19 (10—22)	— 60°	v	2 längs
18	4—5	·	16 (10—22)	— 30°	v	2 längs
18	$\frac{K}{2}$	·	17 (10—22)	— 35°	v	2 längs
6	2	·	6 (7—23)	— 65°	v	1 längs
6	2	·	6 (7—23)	— 33°	d	1 längs
10	3	·	9 (7—9)	— 30°	v	1 längs
8	3	·	8 (10—20)	— 45°	v	1 längs
2	3	·	2 (10—20)	— 45°	d	1 längs
3	3	·	·	Nut. 60°	·	Kontrollpfl.
21	3	·	21 (4—19)	— 45°	v	2 längs

In dieser Versuchsreihe herrschte hohe Luftfeuchtigkeit von mehr als 90%, abgesehen von zwei Ausnahmen mit 60—70%. Mindestens 3 mm der Keimlinge waren dekapitiert worden. Die verschiedensten Temperaturen zwischen 20° und 30° C wurden angewendet, aber immer mit demselben Ergebnis. Wie außerordentlich stark die Reaktionen ausfallen können, mögen besonders die Fig. 18 und 19 zeigen. Immer erstreckte sich die Krümmung, die an der Wundstelle beginnt, von dieser über den

ganzen Keimling bis zur Basis, auf die sie sich schließlich mehr oder weniger, aber immer erst nach mehr als 15 Stunden, beschränkt. An einer größeren Zahl von Keimlingen wurden schließlich noch mehr als 5 mm, oft sogar mehr als die Hälfte der Keimlinge, dekapitiert. Auch in diesen Fällen trat deutlich negative Reaktion ein. Schließlich sei erwähnt, daß schon ein Längsschnitt in die Ventralseite der Koleoptile vollkommen zur

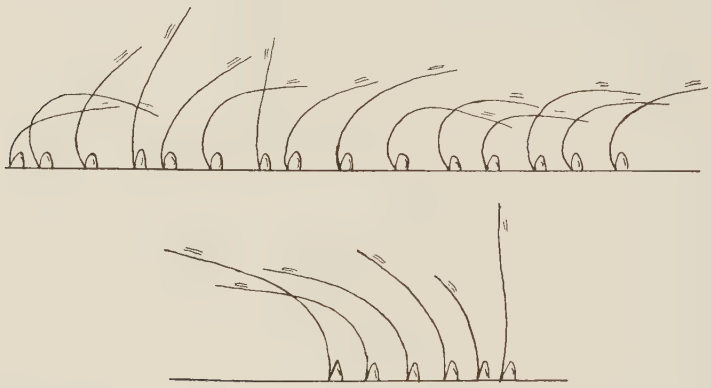

Fig. 18. 16. II. 1927.
Oben: 3 mm dekapitiert, zwei Längsschnitte (ventral).
Unten: Nicht dekapitiert, zwei Längsschnitte (dorsal).

Fig. 19. 24. VII. 1928.
3 mm dekapitiert. Ein Längsschnitt (ventral).

Ausführung einer stark negativen Krümmung ausreichte (Fig. 19). Über den zeitlichen Verlauf der Reaktionen läßt sich keine genaue Angabe machen, weil der Eintritt der sekundär negativen Krümmung oft schon nach 3—6 Stunden, oft aber auch erst nach 8—10 Stunden erfolgte.

Wie sehr die Ergebnisse meiner Versuche mit Längswunden in Widerspruch stehen zu denen von Stark und Boysen-Jensen,

die auch nach Längseinschnitten nur positive Krümmungen erzielten, tritt also sehr deutlich zutage. Der Hauptgrund dafür scheint mir der zu sein, daß die Frage nach dem Traumatotropismus der Haferkoleoptile bisher noch nicht mit Hilfe des Klinostaten untersucht worden war. Auch die Nichtbeachtung der reizphysiologischen Verschiedenheiten der einzelnen Koleoptilseiten ist daran schuld; und nicht zuletzt sind die einander widersprechenden Ergebnisse wohl bedingt durch den verschiedenen Einfluß, den hohe und niedere Luftfeuchtigkeit auf den Ausfall der Versuche hat.

Abschnitt III.

Zusammenfassung und Besprechung der Ergebnisse.

Ich fasse zunächst die wichtigsten Ergebnisse meiner sämtlichen Versuche noch einmal kurz zusammen.

Infolge einseitiger Verwundung treten in den Haferkoleoptilen sowohl bei Quer- wie bei Längseinschnitten (hier allerdings weniger deutlich) hin- und herpendelnde Krümmungen auf: Auf eine sehr bald, oft schon nach wenigen Minuten, auf die Verwundung folgende primäre positive Krümmung, die aber auf die Wundstelle beschränkt bleibt, folgt nach etwa 2—5 Stunden (vom Zeitpunkt der Verwundung ab gerechnet) eine primäre negative Krümmung auch in den mittleren und basalen Teilen des Keimlings; sie wird nach 5—8 Stunden (nach der Verwundung) von einer neuen positiven Krümmung — ich nenne sie sekundär — abgelöst, die sich nur basalwärts von der Wunde ausbreitet und nach 24 Stunden meist wieder verschwunden ist. Die primäre negative und die sekundäre positive Krümmung hatte schon Fitting (1907) aufgefunden.

Bei der Analyse dieser verwickelten Reaktionen leistete die Einführung des Klinostaten entscheidende Dienste. Die primäre negative Krümmung wurde dadurch als eine geotropische Gegenreaktion auf die primäre positive Krümmung erkannt, die durch die Wunde wohl rein mechanisch bedingt ist.

Einer genaueren Erforschung bedurften also nur noch die übrigen, an verwundeten Keimlingen auftretenden sekundären Krümmungen.

Sie fallen je nach der Art der Verwundung in folgender Weise verschieden aus:

a) Normale Keimlinge mit tiefen queren Einschnitten zeigen, nicht rotiert oder rotiert, stets starke sekundäre positive Krümmungen.

b) Normale oder dekapitierte Keimlinge mit leichten queren oder mit Längseinschnitten ergeben dagegen, nicht rotiert oder rotiert, im allgemeinen sekundäre negative Krümmungen.

Ebenso wie unter b) verhalten sich gegenüber allen genannten Verwundungsarten die dekapitierten Koleoptilen: Auch infolge von tiefen Quereinschnitten treten an ihnen anstatt sekundärer positiver negative Krümmungen auf, oder Krümmungsreaktionen bleiben bei ihnen ganz aus.

Eine Ausnahme von diesen Regeln bilden nur diejenigen normalen Keimlinge, die mit leichten Quer- oder Längseinschnitten auf der Leitbündelflanke am Klinostaten rotiert werden: sie zeigen nämlich wieder sekundäre positive Krümmungen. Dekapitierte Koleoptilen dagegen ergeben bei gleichen Verwundungen wieder sekundäre negative Reaktionen; zum mindesten fallen bei ihnen die sekundären positiven Krümmungen meist weg; oder es sind, bei Rotation, keine Krümmungsrichtungen bevorzugt.

Sehr hohen Einfluß auf das Verhalten der Keimlinge hat allerdings der Feuchtigkeitsgehalt der Luft: nur in sehr hoher relativer Luftfeuchtigkeit ist man sicher, solche Ergebnisse zu erzielen. In trocknerer Luft fallen besonders die sekundären negativen Krümmungen meist aus, und positive Reaktionen treten an ihre Stelle. Auch niedere (z. B. Zimmer-) Temperaturen können die Krümmungen häufig ungünstig beeinflussen.

Wie soll man sich nun zu den durch die Verwundungen induzierten sekundären (positiven und negativen) Krümmungen stellen?

I. Zunächst will ich mit Stark einmal annehmen, daß die typischen sekundären positiven Wundkrümmungen nach tiefen Querschnitten traumatotropischer Natur sind und daß sie durch wachstumshemmende Wundstoffe hervorgerufen werden. Wie läßt sich alsdann das entgegengesetzte Verhalten der leicht quer oder durch Längsschnitte verwundeten Koleoptilen deuten, die zum mindesten nicht positiv reagierten? Sicher würden zwei oberflächlich eindringende Quer- oder 1—2 Längsschnitte ebensoviel (wenn nicht sogar mehr) wachstumshemmende Wundstoffe erzeugen wie nur ein tiefgehender Schnitt. Nach Stark müßte also

in den ersteren Fällen durch abwärts gerichtete Wanderung der in gleicher Menge entstehenden Wundstoffe auch positive Reaktion eintreten. Das Gegenteil zeigen meine Versuche: Die Krümmungen zur Wunde hin bleiben nicht nur ganz aus, sondern es erfolgen deutliche Wachstumsbewegungen, die sich von der Wunde wegwenden. Die verletzte Flanke wird also konvex; das kann offenbar durch Wachstumshemmung auf der verwundeten Seite nicht erklärt werden.

II. Wie stimmen nun meine Befunde mit der Korrelationstheorie zusammen? Hier muß es natürlich für das Verhalten der Keimlinge sehr darauf ankommen, wie tief der Schnitt reicht und wie er orientiert ist. Wenn er quer bis zur Mitte geht, wird die basale Wanderung der Wuchsstoffe wohl mehr gehemmt, als wenn er nur bis zu einem Viertel des Koleoptilumfanges eindringt oder als wenn der Schnitt längs gerichtet ist. Ferner würde der Strom der Wuchsstoffe durch zwei untereinanderliegende gleich tiefe Querschnitte wahrscheinlich nicht mehr gehemmt werden als nur durch einen solchen. Wichtig ist dann weiter, daß die Wundränder bei tiefgehender Verletzung während des Versuches mehr und mehr auseinanderklafften, so daß die Spitze meist zur Seite gedrängt wurde, wohingegen dies bei den leicht quer und den längs verletzten Pflanzen nicht der Fall war. Schon allein hierin liegt wohl der Grund für das gegensätzliche Verhalten tief oder leicht quer verwundeter Keimlinge: bei jenen starke sekundäre positive Krümmungen, die bei diesen zum mindesten ausbleiben (ja, ebenso wie nach Längseinschnitten, sogar negative Reaktionen.) Paál hatte ja beobachtet, daß die positiven Krümmungen ausbleiben, wenn die Wundränder nicht auseinanderklaffen oder wenn die einseitige Wunde mit Gelatine ausgefüllt worden war: Unter solchen Umständen, die eben auch für die leicht angeschnittenen Koleoptilen gelten, vermögen die Wuchsstoffe wahrscheinlich genügend auch noch über die Wunde hinüber zu wandern. In solcher Weise läßt sich mit der Korrelationshypothese natürlich nur das Ausbleiben der positiven Krümmungen erklären.

III. Die sekundären negativen Krümmungen lassen sich dagegen durch Korrelationsstörungen nicht begründen, sind deshalb aber kein Beweis gegen die Paálsche Theorie, da diese ja nur für die positiven Krümmungen in Betracht kommt. Sie deuten vielmehr darauf hin, daß der eigentliche Traumatotropismus bei

Avena negativ ist[1]). Die Verwundung wirkt also vermutlich einseitig nicht wachstumshemmend, sondern -fördernd. Ich füge hier eine Angabe von Stark (1917, S. 537) bei, die in der Tat auf eine Wachstumsförderung durch Verwundung hinweist:

„Leichte, doppelseitige Einschnitte führen entweder keine merkliche Alteration des Wachstums herbei, oder aber sie verursachen eine vorübergehende[2]) Depression, die jedoch von einer Wachstumsbeschleunigung[2]) begleitet sein kann." Z. B. gibt er im Anhang folgende Wachstumsmessungen an[3]):

Nr. 21: 1,2 cm hoch 4 : 5 : 5 — Einschnitt — 2 : 5 : 6 : 8 : 8 : 8 : 9 : 9 : 7. Die Depression dauerte hier also nur 10 Minuten, dann folgte Wachstumsbeschleunigung.

„Tiefergehende, sich überschneidende Kerben dagegen ziehen eine sehr lange währende oder dauernde Hemmung nach sich. . . . ."

Nr. 22: 1 cm hoch 9 : 10 : 10 — Einschnitt — 2 : 4 : 4 : 3 : 3 : 2 : 3 : 4 : 3, tags darauf 8,9.

Nr. 23: 1,0 cm hoch 17 : 18 : 17 — Einschnitt — 3 : 5 : 4 : 5 : 6,6 : 11, tags darauf 14 : 14.

Diese Messungen zeigen die verschiedene Empfindlichkeit der Koleoptilen gegen die Art der Verwundung; sie machen es schon wahrscheinlich, daß durch leichte, einseitige Verletzung infolge Wachstumsbeschleunigung negative Krümmung verursacht wird. Analog wäre das Umgekehrte bei tiefgreifender Verletzung zu erwarten. Auch die Versuche Bünnings (1927), die allerdings an *Secale* gemacht worden sind, lassen erkennen, daß die reine Wundwirkung im wesentlichen wachstumsbeschleunigend ist. Eine Hemmung trat nur ganz vorübergehend und nur in der Nähe der Wunde auf.

IV. Warum bleiben nun die sekundären positiven Krümmungen an tief quergeschnittenen dekapitierten (im Gegensatz zu normalen) Koleoptilen aus? Auch hierin liegt kein Widerspruch zur Paálschen Auffassung. Obwohl durch Regeneration der physiologischen Spitze die Wuchsstoffe früher oder später wiedergebildet

1) Solche negativen Krümmungen nach einseitigem Querschnitt hat übrigens schon Beyer (1928, S. 372) gelegentlich auch an normalen *Avena*-Koleoptilen beobachtet; auch er ist geneigt, sie als negativ traumatotropisch aufzufassen.

2) Von mir gesperrt.

3) Die Zahlen beziehen sich auf die von 10 zu 10 Minuten durchlaufenen Skalenteile der Meßskala.

werden, und infolgedessen nach Paál auch in dekapitierten Keimlingen positive Krümmungen theoretisch durchaus möglich wären, ist andererseits auch ihr Ausbleiben nach den Ergebnissen Tendeloos (1927) mit der Korrelationshypothese sehr gut vereinbar: Wuchsstoffe werden ja nach Tendeloo nur unterhalb solcher Querwunden neugebildet, von wo in der Koleoptile noch direkte basale Verbindung besteht, dagegen nicht oberhalb des einseitigen Querschnittes. Dieser kommt also nach der Regeneration oberhalb der neuen Wuchsstoffquelle zu liegen und kann die erneute Wuchsstoffwanderung daher nicht mehr hemmen. Die Folge davon müßte also sein, daß die positiven Krümmungen ausbleiben. Nimmt man dagegen an, daß die erwiesene Regeneration der Spitze im Gegensatz zu Tendeloo nur an der unverletzten Seite stattfindet, so müßte sie auf dieser allein das Wachstum fördern und zu positiven Krümmungen führen.

Das Ausbleiben dieser positiven Krümmung, das also mit der Korrelationshypothese verständlich ist, ist aber völlig unvereinbar mit der Starkschen Vorstellung von wachstumshemmenden Wundstoffen. Nehmen wir nämlich mit Stark an, daß bei normalen Keimlingen die charakteristische sekundäre positive Reaktion durch wachstumshemmende Wundstoffe hervorgerufen wird, die allmählich in die Wachstumszone hineindiffundieren und dort das Wachstum einseitig verlangsamen, so ist kein Grund ersichtlich, warum solche Stoffe nicht auch an den Quereinschnitten in dekapitierte Keimlinge sich bilden und nicht in gleicher Weise wirken, also nicht auch positive Krümmungen im Koleoptilstumpf hervorrufen sollten. Das Wachstum in dekapitierten Keimlingen ist ja nicht ganz sistiert (Rothert, Fitting, Söding u. a.), wie übrigens schon die primären positiven Krümmungen und noch deutlicher vor allem auch die so überaus charakteristischen negativen Krümmungen leicht verwundeter dekapitierter Keimlinge beweisen. Jedenfalls ist nach 5—10 und 20 Stunden das Wachstum in den dekapitierten Koleoptilen bestimmt wieder sehr stark, wenn nicht sogar annähernd normal; und bis dahin würden die hypothetischen Wundstoffe sicher in der Hauptwachstumszone angelangt sein. Wäre also die Hypothese von Stark richtig, so wäre kein Grund vorhanden, warum nicht auch in den dekapitierten einseitig verwundeten Keimlingen positive Krümmungen auftreten sollten. Sie blieben aber, wie gesagt, in meinen Versuchen aus, auch wenn ich 8, 10 oder 20 Stunden wartete. Vielmehr kehrten

sich die Koleoptilstümpfe von der Wunde weg, und darin liegt wohl der schwerste Einwand gegen die Starksche Annahme von wachstumshemmenden Wundstoffen und seine Hypothese des positiven Traumatotropismus.

Am beweiskräftigsten gegen Stark sind natürlich die negativen Reaktionen an leicht quergeritzten dekapitierten Koleoptilen und noch mehr an längs eingeschnittenen normalen oder dekapitierten Keimlingen. Bei ersteren, also nach Entfernung des Produktionsortes der Wuchsstoffe, erschienen ja weit mehr und viel deutlichere negative Reaktionen als an entsprechend verwundeten normalen Koleoptilen, bei denen wahrscheinlich eine wenn auch schwache Korrelationsstörung sich geltend macht. Noch überzeugender offenbarte sich der negative Traumatotropismus in den negativen Krümmungen an ventral längs verwundeten Keimlingen, die sich der Nutation entgegen krümmen mußten; hier war die Steigerung in der Deutlichkeit der Reaktionen durch vorhergegangene Dekapitation noch eindrucksvoller als an den leicht quer geritzten Koleoptilen.

Besonders diese letzterwähnten negativen Reaktionen drängen also unwiderleglich zur Ablehnung der Starkschen Hypothese; denn sie zeigen uns, daß der eigentliche — von allen Korrelationsstörungen befreite — Traumatotropismus der *Avena*-Koleoptile nicht positiv, sondern negativ ist. In dieser Hinsicht schließt sich also die *Avena*-Koleoptile sehr nahe an das Verhalten der Wurzeln an, die bekanntlich auch rein negativ traumatotropisch reagieren. Einwandfreie positive Krümmungen treten bei *Avena*, wie auch meine Versuche immer wieder mit voller Deutlichkeit zeigten, nur dann auf, wenn eine Möglichkeit der einseitigen Korrelationsstörung gegeben ist (einseitiger, tiefgehender Querschnitt an normalen, also mit ihrer Spitze versehenen Keimlingen). Ist diese dagegen nicht gegeben, wird also z. B. der Produktionsort der Wuchsstoffe durch Dekapitation beseitigt, oder wird eine Wunde angebracht, die die Wuchsstoffwanderung möglichst wenig hindert (Längs- oder leichte Querschnitte), so bleiben die positiven Krümmungen nicht nur aus, sondern ausgesprochene negative Wundreaktionen treten an ihre Stelle. Wachstumshemmung durch Korrelationsstörung wird alsdann also stets ersetzt durch Wachstumsförderung auf der Wundseite, und zwar tritt die negative Krümmung am deutlichsten dann zutage, wenn sowohl die Korrelation selbst

als auch deren Störung möglichst ausgeschaltet ist, d. h. infolge von Längseinschnitten an dekapitierten Keimlingen. Die positiven Krümmungen sind also ihrer Natur nach nicht traumatotropisch, sondern beruhen auf einseitiger Hemmung des Wuchsstofftransportes von der Spitze über die Wunde zur Basis. Daß überhaupt eine traumatotropische Komponente in den positiven Krümmungen sich verbirgt, dafür sprechen keinerlei Tatsachen.

V. Natürlich drängen die negativen Krümmungen nicht ohne weiteres zur Ablehnung der Wundstoffhypothese an sich; nur machen sie die Grundanschauung Starks unmöglich, daß diese Stoffe hemmend auf das Wachstum der verletzten Seite einwirken. Wachstumshemmende Wundstoffe müßten ja immer zu positiven Krümmungen führen, sowohl an normalen als auch an dekapitierten Koleoptilen, und zwar bei jeglicher der von mir angewendeten Verwundungsarten. Vielmehr müssen wir, solange kein Grund vorhanden ist, Wachstumsänderung an der intakten Flanke anzunehmen, daran festhalten, daß die negativen Krümmungen durch Wachstumsförderung auf der Wundseite hervorgerufen werden.

Immerhin muß man sich die Frage vorlegen, ob die negativen traumatotropischen Krümmungen unbedingt durch fördernde Wundstoffe, ja ob sie überhaupt durch besondere Stoffe hervorgerufen werden. Tendeloo (1927) suchte die negativen Reaktionen der *Avena*-Koleoptile in ihren und den Versuchen Fittings (1907) durch Regeneration, also Neubildung wachstumsfördernder normaler Wuchsstoffe unterhalb der einseitigen Wundstelle zu erklären. Wenn also auch mit dieser Möglichkeit gerechnet werden muß, so bleibt dabei doch die wichtige Frage zu beantworten, ob auch unter Längseinschnitten an eine solche einseitige Neubildung von Wuchsstoffen gedacht werden kann, zumal an normalen, mit Spitzen ausgestatteten Keimlingen; viel für sich hat diese Annahme, wie mir scheinen will, nicht. Zum mindesten die negativen traumatotropischen Krümmungen an normalen längsverwundeten Keimlingen bereiten also vorläufig der Hypothese Schwierigkeiten, daß sie durch Wuchsstoffe auf dem Boden der Korrelationstheorie hervorgerufen werden. Viel wahrscheinlicher ist mir, daß die Krümmungen infolge von Korrelationsstörungen und die negativ-traumatotropischen Reaktionen wesensverschieden sind. Dafür spricht, wie mir scheint, sehr meine Beobachtung, daß beide Krümmungsarten vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft in verschiedener Weise abhängig sind.

VI. Zuletzt muß ich noch auf die Besonderheit in der Reaktion bei denjenigen rotierten Koleoptilen eingehen, die durch Quer- oder Längseinschnitte in die Leitbündelflanke einseitig verwundet worden waren. Sie zeigten ja merkwürdigerweise fast niemals negative, sondern positive Krümmungen. Nur die in gleicher Weise verwundeten dekapitierten Koleoptilen ergaben bei der Rotation am Klinostaten meist wieder negative Krümmungen, zum mindesten bei einseitiger leichter Quer- oder Längsverwundung. Jene positiven Krümmungen erfolgten, worauf hier noch besonders hingewiesen werden muß, aber fast niemals rein im Sinne der Richtung des Wundreizes, sondern waren durchweg unter einem Winkel von etwa 45° dagegen und zwar nach der Nutationsrichtung der Keimlinge verschoben. Daraus scheint mir hervorzugehen, daß diese Krümmungen verwickelte Vorgänge sind, woran sich mehrere Faktoren beteiligen, mit anderen Worten, daß sie die Resultante sind aus mehreren Komponenten, wovon die eine jedenfalls die Nutation sein dürfte. Vielleicht handelt es sich um eine Verlagerung der Nutationsrichtung durch den Wundreiz; in diesem Falle wäre allerdings wohl eher an schräge negative Reaktionen zu denken. Vielleicht erklären sich die schrägen positiven Krümmungen aber auch wiederum mit Hilfe der Paálschen Vorstellung, nämlich durch die Annahme, daß die in der Keimlingsspitze gebildeten Wuchsstoffe vorwiegend in den Leitbündeln nach abwärts strömen. In diesem Falle müßte die einseitige Unterbrechung eines Leitbündels, wie sie natürlich schon durch leichte Quer- oder durch Längseinschnitte erfolgt, wiederum zu positiven Krümmungen Anlaß geben. Zugunsten dieser Annahme ließe sich vor allem das abweichende Verhalten der dekapitierten Keimlinge vortrefflich ins Feld führen. Dagegen würde mit ihr nicht recht verständlich werden, warum die nicht rotierten Keimlinge bei Verwundung der Leitbündelflanke mit Längs- oder leichtem Querschnitt deutliche und starke negative Reaktionen aufweisen. Letztere negative Krümmungen sowie solche der dekapitierten Keimlinge weisen aber mit Sicherheit darauf hin, daß die erwähnten positiven Reaktionen jedenfalls nicht als positiv traumatotropisch gedeutet werden können.

Übrigens haben Lange (1925, S. 442) und Pisek gefunden, daß auch bei phototropischen Versuchen am Klinostaten eine Reizung der Leitbündelflanke zu Fälschungen des Krümmungsbildes durch die Nutation führen kann.

Nach alledem muß an dem traumatotropischen Charakter der positiven Reaktionen, die Beyer in seiner letzten Arbeit (1928, S. 381 ff.) für seine Klinostatenversuche angegeben und abgebildet hat, zunächst ebenso gezweifelt werden, wie an den entsprechenden Krümmungen in meinen Klinostatenversuchen mit Leitbündelverletzung. Um solche, ihrem Wesen nach also noch unklaren Krümmungen zu vermeiden, kam in meinen Hauptversuchen nur noch Verletzung der dorsalen oder ventralen Seite in Anwendung: Nur solche positiven oder negativen Krümmungen sind beweisend, die der Nutation entgegen verlaufen. Hierin unterscheiden sich denn auch die starken positiven Krümmungen am Klinostaten, die Beyer (1928, S. 381 ff.) angegeben hat, und diejenigen, die in dieser Arbeit S. 281 ff. beschrieben worden sind.

Ich möchte das Hauptergebnis meiner Arbeit dahin zusammenfassen:

1. Die infolge einseitiger Verwundungen an der *Avena*-Koleoptile auftretenden sekundären positiven Krümmungen lassen sich im Paálschen Sinne durch Korrelationsstörungen zwischen der Wuchsstoff produzierenden Spitze und der Basis ausreichend erklären; für die Annahme eines positiven Traumatotropismus bleibt nach meinen Versuchen kein Raum. In dieser Hinsicht bin ich also zu demselben Ergebnis wie Beyer (1925, 1928) gekommen.

2. Dagegen sind die sekundären negativen Krümmungen rein traumatotropischer Natur. Ob auch sie durch besondere Stoffe (Wund-, Wuchsstoffe) hervorgerufen werden, ist noch nicht zu übersehen.

Beide Krümmungen sehe ich aus den früher angegebenen Gründen also als wesensverschieden an.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Bonn unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Fitting angefertigt. Ich spreche ihm für das große Interesse an meinen Untersuchungen und seine stete Hilfsbereitschaft meinen herzlichsten Dank aus. Auch Herrn Dr. Bode, Oberassistenten am Botanischen Institut, bin ich für mannigfache Ratschläge zu großem Dank verpflichtet.

Botanisches Institut der Universität Bonn, 4. Juni 1929.

Literaturverzeichnis.

1925. Beyer, A., Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Centralbl., **45**, 1925, S. 700 ff., 752 ff., 760.

1927. — —, Über die Keimungsphysiologie von *Avena sativa*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **45**, 1927.

1928. — —, Beiträge zum Problem der Reizleitung. Zeitschr. f. Bot., **20**, 1928, S. 381 ff.

1910. Boysen-Jensen, P., Über die Leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **28**, 1910.

1913. — —, Dasselbe. Ebenda, **31**, 1913.

1926. — — und Nielsen, N., Studien über die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der *Avena*-Koleoptile. Planta, **1**, 1926, S. 329.

1925. Bremekamp, C. E. B., Das Verhalten der Graskeimlinge auf dem Klinostaten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **43**, 1925, S. 159.

1927. Bünning, E., Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., **19**, 1927, S. 450 ff.

1924. Cholodny, N., Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **42**, 1924.

1927. — —, Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Centralbl., **47**, 1927.

1926. Dolk, H. E., Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of *Avena* for light and gravitation. Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam, **29**, 1926.

1907. Fitting, H., Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., **44**, 1907, S. 183 ff.

1925. — —, Untersuchungen über die Auslösung von Plasmaströmung. Ebenda, **64**, 1925.

1927. Gorter, Chr. J., On the occurrence of growth-accelerating and growth-retarding substances. Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam, **30**, 1927.

1925. Lange, S., Über autonome Krümmungen der Koleoptile von *Avena* auf dem Klinostaten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **43**, 1925, S. 442.

1924. Nielsen, N., Studies on the transmission of stimuli in the coleoptile of *Avena*. Dansk. Botanisk Arkiv, **4**, 1924.

1914. Paál, A., Über phototropische Reizleitung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **32**, 1914.

1919. — —, Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., **58**, 1919, S. 441 ff.

1926. Pisek, A., Über endonome Bewegungen der *Avena*-Koleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., **65**, 1926, S. 467.

1921. Purdy, H. A., Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddelelser, **3**, 1921.

1916. Ricca, U., Soluzione d'un problema di fisiologia: La propagazione di stimolo nella *Mimosa*. Nuovo giornale bot. italiano, **23**, 1916, p. 51 ff.

1911. Ritter, G., Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Bot., **3**, 1911, S. 1 ff.

1896. Rothert, W., Über Heliotropismus. Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, **7**, 1896.

1923. Söding, H., Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **41**, 1923.

1925. — —, Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., **64**, 1925.

1917. Stark, P., Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., **57**, 1917.

1921. — —, Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge mit besonderer Berücksichtigung der Reizübertragung auf fremde Arten und Gattungen. Ebenda, **60**, 1921.

1927. — —, Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Licht neuerer Erfahrungen. Ergebn. d. Biol., **2**, 1927.

1922. — — und Drechsel, O., Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Jahrb. f. wiss. Bot., **61**, 1922.

1925. Seubert, E., Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von *Avena*. Zeitschr. f. Bot., **17**, 1925.

1927. Tendeloo, N., On the so-called traumatotropic curvatures of out-seedlings. Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam, **30**, 1927.

1928. Went, F. W., Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl., **25**, 1928.

Lebenslauf

Ich, Reinhold Weimann, evangelischen Bekenntnisses, wurde am 21. April 1900 als Sohn des Pastors em. Heinrich Weimann und seiner Frau Elisabeth, geb. Reinhold, zu Oberbantenberg geboren.

Von Ostern 1907 bis Ostern 1911 besuchte ich die Volksschule zu Hunstig, ging dann zur Oberrealschule in Gummersbach über (Ostern 1911 bis Herbst 1918, Ostern 1922 bis Ostern 1924) und bestand dort die Reifeprüfung. Die Jahre 1919—1922 verbrachte ich auf der Kunstgewerbeschule in Elberfeld. Seit Ostern 1924 studierte ich Botanik, Chemie, Zoologie und Philosophie in Köln (Sommersemester 1924 bis Sommersemester 1925) und Bonn (Wintersemester 1925 bis Wintersemester 1928).

Meine wissenschaftliche Ausbildung habe ich den Herren Professoren Fitting, Simon, Esser, Borgert, Pfeiffer, Darapsky, Wintgen und Wentscher zu verdanken.

Die mündliche Doktorprüfung bestand ich am 10. Juli 1929.